Wurzelhaut Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTAT

DER

UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

KARL KROEMER

AUS LEOBSCHÜTZ.

MARBURG 1903.

Wurzelhaut Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

KARL KROEMER

AUS LEOBSCHÜTZ.

AGAD
LUGD BAT
BIBL

MARBURG 1903.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen am 5. März 1902.

Die Arbeit ist mit Tafeln in der „Bibliotheca botanica“ als Heft 59 erschienen.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Herrn Friedrich Hermann Albers

in Rendsburg

gewidmet.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 1
II. Die Korkstoffe 2
III. Die Wurzelhaut 11
A. Nomenklatur der Begriffe 11
B. Die Aufzellen 12
C. Die Aufzellengewebe 24
1. Das Epiblem 24
2. Die mehrschichtige Aufzellen-Wurzelhaut 26
D. Die Velamenzellen und das Velamen 27
IV. Die Hypodermis 31
A. Historisches über die Hypodermen 31
B. Die Interkuten 37
1. Die Endodermzellen der Interkuten 40
2. Die Kurzzellen der Interkuten 51
3. Die einschichtige einheitliche Interkutis 57
4. Die mehrschichtige einheitliche Interkutis 60
5. Die Kurzzellen-Interkutis 63
6. Die gemischte Interkutis 68
7. Die Verbreitung der Interkuten 70
C. Die verstärkten Interkuten 74
D. Kollenchym-Hypodermen und Metadermbildung 78
E. Die *Φ*-Zellen-Hypodermen 81
F. Fehlen der Hypodermis 82
V. Die Endodermis 83
A. Historisches über die Endodermis 83
B. Die Zellen der Endodermis 87
1. Der Bau der Primärendodermzellen 88
2. Der Bau der Sekundärendodermzellen und der Tertiärendodermzellen . . . 96
C. Die Endodermistypen 103
VI. Verhalten von Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis bei Wurzeln von verschiedenem morphologischem Werte 116
VII. Wurzeltypen 119
I. Wurzeltypen mit Epiblem 120
A. Typen ohne Kurzzellen-Interkuten 120
B. Typen mit Kurzzellen-Interkuten 125
II. Wurzeltypen mit Velamen 127
III. Typen anormaler Wurzeln 128
VIII. Die morphologischen Ergebnisse der Arbeit unter dem Gesichtspunkte der Hypothese von Herrn Professor Arthur Meyer 128
Literaturverzeichnis 144
Erklärung der Abbildungen 148

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554035_0080

I. Einleitung.

Die Morphologie und Physiologie der Schichten, welche anscheinend für die Regulierung des Stoffeintritts und der Stoffbewegung in der Wurzel von grosser Bedeutung sind, der Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Wurzel, welche schon von sehr verschiedenen Seiten studiert worden sind, schienen Herrn Professor Arthur Meyer eine neue kritisch zusammenfassende Bearbeitung zu verdienen. Er stellte mir deshalb die Aufgabe, diese Frage nach einer sich aus dem bisher Bekannten ergebenden Disposition in Angriff zu nehmen. Es sollten hauptsächlich folgende Punkte ins Auge gefasst werden.

1. Die feinere Anatomie der Wurzelhaut, der Hypodermen und Endodermen der Wurzel der Monokotyledonen und Dikotyledonen ist zu studieren, und es sind die verschiedenen morphologischen Typen dieser Zellschichten festzulegen.

2. Die Art, in welcher sich der „Schluss“ [1]) der Hypodermis und Endodermis vollzieht, ist besonders ins Auge zu fassen; es sind die verschiedenen Typen dieses Schlusses zu studieren und die zeitlichen etc. Beziehungen zwischen dem Schluss der drei Zellschichten festzustellen.

3. Es ist zu erörtern, inwieweit die gefundenen Tatsachen mit der Hypothese des Herrn Professor Meyer über die Funktion der verkorkten Zellwände, welche im Kapitel VIII dargelegt ist, übereinstimmen und inwieweit sie ihr widersprechen.

Während der Bearbeitung der Fragen fand ich, dass der Bau der drei Zellschichten bei Wurzeln von verschiedenem morphologischen Werte konstante Unterschiede zeigen kann, woraus sich die dem Kapitel VI zugrunde gelegte Fragestellung ergab. Es erschien zweckmässig der ganzen Arbeit ein Kapitel über die Chemie der verkorkten Zellwände und eine Besprechung der darauf bezüglichen Nomenklatur vorauszusenden, sowie auch die angewandten Korkreaktionen zu besprechen.

Die Arbeit ist im botanischen Institut der Universität Marburg unter Leitung des Herrn Professor Meyer entstanden, während ich als Assistent am botanischen Institute tätig war.

[1]) Siehe Kapitel VIII.

II. Die Korkstoffe.

Zu den Faktoren, welche die Regulierung des Stoffverkehrs zwischen den einzelnen Zellen oder diesen und dem umgebenden Medium besorgen, gehören auch diejenigen Zellhautmodifikationen, die man seither meist als verkorkte oder als kutisierte Lamellen (Suberinlamellen, Kutikularschichten, Kutikula) bezeichnet hat. Die letzteren sind gerade für die in den physiologischen Scheiden vorkommenden Zellarten (Epidermis-, Kork- und Endodermzellen[1]) charakteristisch und mussten deshalb bei sämtlichen Untersuchungsobjekten dieser Arbeit Gegenstand besonderen Studiums sein. Die Gesichtspunkte, von denen aus das letztere erfolgte, werden am besten hier im Zusammenhang mit den benutzten Methoden erörtert.

Den sogen. kutisierten und den verkorkten Lamellen kommen die lange bekannten Eigenschaften der Unlöslichkeit in Schwefelsäure, Chromsäure, Kupferoxydammoniak, der leichten Färbbarkeit durch Jod und Fettfarbstoffe und der leichten Reaktionsfähigkeit mit Kaliumhydroxyd zu. Nach den älteren Ansichten (v. Höhnel 1877, S. 507) bestehen die verkorkten und die kutisierten Lamellen aus einer Kohlehydratgrundlage, die mit einem fettartigen Körper imprägniert ist; durch Gilson (1890, S. 105) und van Wisselingh (1888, S. 8) wissen wir, dass unter den genannten Lamellen auch solche vorkommen, die nur aus fettartigen Substanzen bestehen. Diese letzteren Substanzen sind in jedem Falle als die charakteristischen Elemente der verkorkten und der kutisierten Lamellen anzusehen, denn sie bedingen die diesen eigentümlichen Reaktionen. Obwohl sie die Hauptbeachtung bei dem Studium der genannten Lamellen verdienen, sind unsere Kenntnisse von ihnen doch noch relativ unvollkommen.

Man teilt sie gewöhnlich ein in drei Kategorien, nämlich in „Wachs," „Kutin" und „Suberin". Als Wachs bezeichnet man seit de Bary (1877, S. 86) und v. Höhnel (1877, S. 577) die Substanzen, welche aus den verkorkten und aus den kutisierten Lamellen in siedendem Wasser ausschmelzen und durch Alkohol, Äther oder Chloroform herausgelöst werden können. Die Namen Kutin und Suberin gebraucht man für die fettartigen Körper, welche durch die eben genannten Methoden den Lamellen nicht entzogen werden können und zwar nennt man Kutin die fettartigen Membranstoffe der Epidermis, Suberin die des Korkes und der Endodermzellen.

Die Bezeichnung Kutin rührt von Fremy (1859, S. 672) her. Dieser behandelte Epidermen von Äpfeln und Agavenblättern successive mit verdünnter Salzsäure, Kupferoxydammoniak, Salzsäure, Kalilauge, Äther und Alkohol. Die dabei in Lamellenform zurückbleibende, in Mineralsäuren und Fettlösungsmitteln unlösliche, durch Kalilauge verseifbare Masse, welche ähnliche Zersetzungsprodukte gab wie die Fette und ihrer molekularen Zusammensetzung nach aus 73,66 % C, 11,37 % H, 14,37 % O bestehend gefunden wurde, nannte er Kutin. Fremy vermischte bei seinen Versuchen Kutikula und kutisierte Lamellen miteinander, die bei seinem Macerationsverfahren beide ungelöst bleiben, wie aus einer von de Bary (1877, S. 86) an Agavenblättern gemachten Beobachtung

[1]) Definition der Begriffe bei A. Meyer (1898, S. 29).

hervorgeht. Da auch die Epidermen der Äpfel Kutikularschichten besitzen, wovon ich mich durch eigene Beobachtung überzeugte, so ist es sicher, dass das Kutin Fremys aus „Fettstoffen“ (wie wir kurz sagen wollen) der Kutikula und solchen der kutisierten Lamellen bestand.

In einer späteren Arbeit bezeichnet Fremy (Fremy et Urbain 1885, S. 19) den charakteristischen Fettstoff der Epidermisaussenwand als „Kutose“. Die Kutose kommt nach Fremy nicht nur in den Epidermiswänden, sondern auch in den Membranen der Korkzellen ganz allgemein vor. Untersucht hat Fremy in Gemeinschaft mit Urbain die Kutose der Blattepidermen von Agave, die zunächst einem dem obigen ähnlichen Macerationsverfahren unterworfen wurden. Aus der hierbei zurückbleibenden Haut erhielten sie durch Einwirkung von Kalilauge zwei neue Säuren, die feste Stearocutinsäure von der Zusammensetzung C_{56} H_{48} O_8 und die bei gewöhnlicher Temperatur flüssige Oleocutinsäure, C_{38} H_{20} O_8. Die Stearocutinsäure ist unlöslich in kaltem Alkohol, löslich in Benzin, und konz. Essigsäure; ihre Alkalisalze sind unlöslich in Wasser, löslich in kochenden alkoholischen Laugen. Die Oleocutinsäure besitzt die Eigenschaften einer Fettsäure. Beide Säuren können durch die Einwirkung von hohen Temperaturen oder von Licht in isomere Modifikationen übergehen, welche unlöslich in Fettlösungsmitteln sind und einen höheren Erstarrungspunkt besitzen, wie die durch Kalieinwirkung erhaltenen Säuren, mit Kalilauge aber eine Art von Verseifung („une sorte de saponification“) eingehen. Glycerin oder einen Körper, welcher die Rolle eines Alkohols spielt, fanden die Verfasser in dem von ihnen untersuchten Fettstoff nicht, dagegen beobachteten sie darin kleine Mengen von phosphorsaurem Kalk. Die „Kutose“ ist nach Fremy und Urbain wahrscheinlich eine von fünf Teilen Oleocutinsäure und einem Teil Stearocutinsäure gebildete Mischung, in welcher die genannten Säuren in Form ihrer schwer löslichen und schwer schmelzbaren Modifikationen enthalten sind. Gegen diese Resultate von Fremy ist allerdings vielerlei einzuwenden. (Siehe Kügler, 1884, S. 43.) Allgemeinere Schlüsse über die Natur der in Kutikula und den kutisierten Lamellen der Epidermis vorhandenen Stoffe lassen sich aus mikrochemischen Untersuchungen van Wisselinghs (1894, S. 20) herleiten. Durch Kaliumhydroxyd konnte van Wisselingh aus den genannten Lamellen der Epidermis seifenähnliche Stoffe isolieren, aus denen beim Erhitzen mit verdünnten Mineralsäuren Substanzen abgeschieden werden, die in kochendem Alkohol löslich sind, bei 70—80 ° schmelzen und nach der Meinung van Wisselinghs als Säuren anzusehen sind. Da diese letzteren Stoffe in ihrem physikalischen Verhalten je nach ihrer Abstammung von verschiedenen Pflanzen variieren, so hält es van Wisselingh für wahrscheinlich, dass noch andere Säuren als die von Fremy und Urbain genannten sich an der Bildung des sogen. Kutins beteiligen.

Im Einklang mit dieser Auffassung steht die Beobachtung van Wisselinghs (1894, S. 15 und 20), dass die Wirkungen von Kaliumhydroxyd und hoch erhitztem Glycerin auf Kutikula und kutisierte Lamellen bei den einzelnen Pflanzen durchaus nicht überall die gleichen sind. Beachtenswert ist ferner, dass auch bei ein und derselben Pflanze Kutikula und kutisierte Lamellen in ihrer Reaktionsfähigkeit gegen Kaliumhydroxyd und hoch erhitztes Glycerin verschieden sind. So werden die charakteristischen Substanzen der kutisierten Lamellen bei gewöhnlicher und bei höherer Temperatur viel leichter von wässeriger oder Glycerin-Kalilauge angegriffen wie die Kutikula (van Wisselingh, 1894, S. 23); sie werden auch durch hoch (bis 300 °) erhitztes Glycerin früher zersetzt wie die Substanz, aus welcher die Kutikula besteht. (van Wisselingh 1894, S. 23 und 1888, S. 29.) Weiterhin ist wichtig, dass van Wisselingh in keinem Falle Merkmale auffinden konnte, die eine von einzelnen Seiten behauptete Identität der in den Korkzellwänden einerseits und den Epidermiswänden andererseits liegenden Fettstoffe sicher gestellt hätte. Es zeigte sich im Gegenteil, dass die durch

Kali- und Säurebehandlung aus der Kutikula und den kutisierten Lamellen erhaltenen Produkte einen anderen Schmelzpunkt hatten wie die auf demselben Wege hergestellten Substanzen der Korkzellwände, und dass keines von ihnen die Reaktionen der in den Membranen des Korkes verbreiteten Phellonsäure gab. Nach van Wisselingh ist das sogen. Kutin ein Gemenge schmelzbarer und unschmelzbarer Körper. Die ersteren lassen sich in einzelnen Fällen nachweisen durch einfaches Erhitzen der Epidermiswände in Wasser oder Glycerin, in anderen Fällen durch Erhitzen der Präparate in den genannten Flüssigkeiten nach vorhergehender Maceration mit wässeriger Kalilauge. van Wisselingh (1894, S. 34) rechnet also die Fettstoffe der Epidermiszellwand, welche in siedendem Wasser schmelzen und welche de Bary (1877, S. 86) Wachs genannt hat, zum Kutin hinzu.

Über das sog. Suberin existieren eine Reihe älterer Untersuchungen, die sich bei v. Höhnel (1877, S. 507) und Gilson (1890, S. 68) übersichtlich zusammengestellt finden, die aber heute nur noch historisches Interesse beanspruchen. Auch die von v. Höhnel (1877, S. 577) auf Grund mikrochemischer Untersuchungen ausgesprochene Ansicht von der Natur des Suberins als eines einheitlichen Körpers, der „wenig modifiziert“ allgemeiner im Kork, in der Endodermis und der Epidermis verbreitet sei, hat heute kaum noch Geltung. Das gleiche ist zu sagen über die Angabe Fremys, welcher 43 % Kutose im Flaschenkork gefunden haben will. (Vergl. hierzu Kügler, 1884, S. 43.)

Die Unterlagen für die heutigen Anschauungen über die Natur des sogen. Suberins bilden die Untersuchungen Küglers, Gilsons und van Wisselinghs. Kügler (1884, S. 14 u. f.) untersuchte Flaschenkork von Quercus Suber und fand, dass derselbe an siedendes Chloroform 2,9 % Cerin, einen Körper, welchen schon v. Höhnel (1877, S. 592) als Inhaltsstoff der Zellen des Flaschenkorkes nachgewiesen hatte, und 10,10 % einer Substanz abgibt, die der Zellmembran des Korkes zu entstammen scheint. Sie ist chemisch identisch mit den Stoffen, welche Kügler dem Flaschenkork durch alkoholische Kalilauge entziehen konnte. Durch letztere liessen sich aus dem Kork 32,65 % Substanz isolieren, die zu 2,65 % aus Glycerin und zu 30 % aus einem Gemisch von Stearinsäure und einer bisher ungekannten Säure, der Phellonsäure (C_{22} H_{42} O_3) bestand.

Gilson (1890, S. 63) untersuchte die Korke von Quercus Suber und Ulmus suberosa. Aus dem ersteren konnte er durch Kalilauge ausser Glycerin und Phellonsäure zwei neue Säuren, die Suberinsäure und die Phloïonsäure isolieren; im Kork von Ulmus suberosa fand er die ebengenannten Stoffe mit Ausnahme der Phloïonsäure. Gilson bezeichnet die im Kork vorhandenen Säuren als „suberogene Säuren“. Am besten von ihnen ist die in grösster Menge vorhandene Phellonsäure charakterisiert. Sie entspricht der Zusammensetzung C_{22} H_{42} O_3; sie schmilzt bei 95—96°, löst sich in der Siedehitze in Alkohol, Äther und Chloroform und bildet ein alkohollösliches Kaliumsalz, welches in kaltem Wasser quillt, ohne sich darin zu lösen. Bei Luftabschluss auf 170—180° erhitzt, geht sie in Phellonsäureanhydrid über. Dieses liefert bei längerem Erhitzen eine wenig schmelzbare und in Fettlösungsmitteln unlösliche, mit dem normalen Phellonsäureanhydrid isomere Modifikation. Reine Phellonsäure färbt sich mit verdünnter Schwefelsäure und alkoholischer Jodlösung kupferrot; eine ähnliche Färbung gibt mit denselben Reagentien das Kaliumphellonat. Wie die Phellonsäure verwandelt sich auch die Suberinsäure beim Erhitzen in einen in Fettlösungsmitteln unlöslichen Körper, was deshalb hervorzuheben ist, weil es nicht unmöglich erscheint, dass gerade diese unlöslichen Produkte in den Korklamellen vorkommen.

Über die Natur des in der Zellmembran des Flaschenkorkes liegenden „Suberins“ sprachen Kügler beziehungsweise Gilson folgende Meinungen aus. Nach Küglers Auffassung (1884, S. 43) ist die den Flaschenkork charakterisierende Substanz ein Fett („im exakten chemischen Sinne des

Wortes"), welches wahrscheinlich aus den gemischten Glycerinestern der Stearinsäure und der Phellonsäure besteht. Mit den Eigenschaften eines Fettes lässt sich allerdings die Unlöslichkeit des in der Membran liegenden Suberins in Fettlösungsmitteln nicht ohne weiteres vereinbaren. Kügler nimmt an, dass diese Unlöslichkeit nicht dem Suberin als solchem zukomme, sondern nur verursacht werde durch eine eigenartige Lagerung der Suberinmoleküle zwischen Cellulosemolekülen, welche das Vordringen des Lösungsmittels zum Suberin hindere. Nach Gilson (1890, S. 108) sind die charakteristischen Substanzen der Korke von Quercus Suber und Ulmus suberosa wahrscheinlich Gemische von unschmelzbaren, chloroformunlöslichen zusammengesetzten Äthern oder Polymerisations- oder Kondensationsprodukte suberogener Säure oder ihrer Derivate. Als Fett möchte Gilson das Suberin nicht ansehen, weil es unschmelzbar und in Fettlösungsmitteln unlöslich ist, für die Unlöslichkeit die von Kügler aufgestellte Hypothese aber deswegen keine Erklärung abgeben kann, weil nach den Untersuchungen Gilsons (1890, S. 105) und van Wisselinghs (1888, S. 8) in den Suberinlamellen der Korkzellen nachweisbare Spuren von Cellulose nicht vorkommen.

Die genauere Konstitution der in den Korkwänden anderer Pflanzen (als Quercus und Ulmus) vorhandenen Fettstoffe kennen wir nicht. Mikrochemische Untersuchungen van Wisselinghs (1892, S. 41) machen es wahrscheinlich, dass Phellonsäure in wechselnden Mengen in vielen Korken vorhanden ist. Ausserdem deuten physikalische Eigenschaften mancher von van Wisselingh durch Kalibehandlung aus den Korkwänden erhaltenen Produkte darauf hin, dass neben Phellonsäure in einzelnen Korken Säuren (?) von einem Schmelzpunkt von 60—70° (van Wisselingh, 1892, S. 42), in anderen solche von 70—80° Schmelzpunkt vorkommen. Im übrigen ist beachtenswert von den Untersuchungen van Wisselinghs, dass die Suberinlamellen der einzelnen Pflanzen in ihrem Verhalten gegen wässerige, alkoholische und Glycerin- Kalilauge und hoch erhitztes Glycerin Verschiedenheiten zeigen. Da auch die oben erwähnten durch Kali- und Säurebehandlung aus den Suberinlamellen abgeschiedenen Produkte (Säuren ?) untereinander variieren, so meint van Wisselingh, dass sich ausser den von Kügler und Gilson aufgefundenen suberogenen Säuren noch andere an der Suberinbildung beteiligen. Über die Natur des sogen. „Suberins" spricht van Wisselingh folgende Meinung aus: Im Suberin finden sich unschmelzbare, chloroformunlösliche Substanzen, die durch wässerige Kalilauge in Lösung gebracht werden können und die in der unversehrten Suberinlamelle in so eigenartiger Weise mit chloroformlöslichen Stoffen verbunden sind, dass sie deren Löslichkeit und Schmelzbarkeit unmöglich machen. Die chloroformlöslichen schmelzbaren Stoffe sind wahrscheinlich Fette oder fettähnliche Körper, Glycerinäther oder andere zusammengesetzte Äther.

Zu der eben wiedergegebenen Auffassung von der Natur des Suberins wurde van Wisselingh durch die Beobachtung veranlasst, dass Suberinlamellen, die mit Kalilauge (von 50 % Ka H) bei gewöhnlicher Temperatur behandelt werden, eine bei etwa 110° schmelzende, in siedendem Chloroform und hoch erhitztem Glycerin völlig lösliche Lamelle zurücklassen. Diese glaubt van Wisselingh für einen normalen, durch die eventuell monatelange Einwirkung von Kalilauge nicht veränderten Bestandteil der verkorkten Lamelle ansehen zu können. Die Möglichkeit, dass der von der Kalieinwirkung zurückbleidende Rest der Suberinlamelle chemisch modifiziert ist, wird man aber nicht abweisen dürfen; er könnte z. B. aus wasserunlöslichen Kaliumsalzen suberogener Säuren bestehen. Derartige Verbindungen werden in der Tat durch kalte Kalilauge aus der Suberinlamelle mancher Pflanzen erzeugt, wie van Wisselingh (1892, S. 28) selbst an anderer Stelle seiner Arbeit angibt. Auch die völlige Löslichkeit der mit kalter Kalilauge macerierten Suberinlamellen in erhitztem Glycerin würde für das Vorhandensein von Kaliumverbindungen der Fettstoffe des Korkes sprechen,

denn die unveränderten Suberinlamellen sind in Glycerin nicht völlig löslich, wohl aber in Glycerinkalilauge.

Sicher festgestellt ist das Vorkommen schmelzbarer normaler Bestandteile der Suberinlamelle nur dort, wo letztere beim direkten Erwärmen in Wasser oder Glycerin Schmelzprodukte austreten lässt. Dieser Fall ist bei den Suberinlamellen der Korkzellen nicht häufig; nach v. Höhnel (1877, S. 577 u. 578) und van Wisselingh (1888, S. 7 u. 1892, S. 9), die eine grosse Zahl von Korken daraufhin untersuchten, finden sich derartige Substanzen nur in den Korkwänden von Salix caprea, Pirus Malus, Syringa und Ilex aquifolium [1]). Für gewöhnlich rechnet man aber gerade diese schmelzbaren Stoffe nicht zum Suberin, sondern bezeichnet sie als Wachs.

Die in den kutisierten und den verkorkten Lamellen der Endodermis vorkommenden Membranstoffe sind bis heute einer makrochemischen Untersuchung nicht unterworfen worden. Die Annahme, dass auch in den Endodermiswänden Suberin vorkommt, gründet sich auf mikrochemische Untersuchungen v. Höhnels (1877, S. 636 u. f.), welcher zeigte, dass die Suberinlamellen der Endodermzellen in ihrem Verhalten gegen Schwefelsäure und Schulzes Gemisch den Suberinlamellen der Korkzellen gleichen und dasselbe Oxydationsprodukt (Cerinsäure) wie diese geben. Nach unserer heutigen Kenntnis des sogen. Suberins dürften aber die eben angegebenen Merkmale nicht mehr als ausreichende Kennzeichen für eine völlige stoffliche Identität der beiden in den Endodermis- und Korkzellen liegenden „Fettstoffe“ angesehen werden, besonders wenn man berücksichtigt, dass kleine Unterschiede zwischen den Eigenschaften der Suberinlamellen beider Zellarten bestehen. So hat schon v. Höhnel (1877, S. 637) darauf hingewiesen, dass die Suberinlamellen der Endodermzellen nicht so widerstandsfähig gegen Schulzes Gemisch und Kalilauge sind wie die der Korkzellen. Ich habe selbst nachweisen können, dass die Suberinlamellen der Endodermzellen sich durch reichen Gehalt an schmelzbaren Substanzen auszeichnen [2]), eine Eigenschaft, die nach dem weiter oben Gesagten bei den Suberinlamellen der Korkzellen selten ist. Übrigens hat auch van Wisselingh (1888, S. 8) für einen Fall (Hemerocallis) die gleiche Beobachtung gemacht und dabei festgestellt, dass die aus den Endodermzellwänden ausschmelzenden „Fettstoffe“ sich in Alkohol, Äther und Chloroform lösen.

Den Ansichten v. Höhnels (1878, S. 81) und Fremys (1885, S. 19), welche annehmen, dass ein und dieselbe Substanz in den Wänden der Epidermis, der Endodermis und des Korkes vorhanden sei, kann man heute nicht mehr beipflichten. Man könnte höchstens voraussetzen, dass „Kutin“ und „Suberin“ ein und derselben Pflanze gleich sind, doch wird auch dieser Annahme durch Tatsachen widersprochen. van Wisselingh (1892, S. 9 u. 41, und 1894, S. 16 u. f.) hat die „Fettstoffe“ der Epidermis und des Korkes von Ilex aquifolium bei verschiedener Gelegenheit untersucht. Vergleicht man die Resultate dieser Untersuchungen, so findet man, dass zwischen den Eigenschaften des „Kutins“ und des „Suberins“ der genannten Pflanze Differenzen bestehen. Das „Kutin“ schmilzt bei 100—150°, das „Suberin“ erst bei 260° (nach Maceration mit Kalilauge bei 110°). „Suberin“ gibt die Reaktionen der Phellonsäure, das „Kutin“ nicht u. s. w. Auch die bisherige Annahme, dass die in der Kutikula vorhandenen fettartigen Stoffe mit denen der kutisierten Lamellen der Epidermis (der Kutikularschichten) identisch seien, ist anscheinend unrichtig. Bei van Wisselinghs (1894, S. 23 und 1888, S. 29) Untersuchungen zeigte sich, dass die in den kutisierten Lamellen liegenden Fettstoffe leichter und schneller von Kalilauge und hohen Temperaturen angegriffen und gelöst werden, wie die fettartigen Stoffe der Kutikula.

[1]) Siehe auch das über schmelzbare Substanzen der Suberinlamellen unter Kapitel IV B. Gesagte.
[2]) Siehe das unter Kapitel IV B. über diesen Gegenstand Gesagte.

Zieht man den Endschluss aus den besprochenen Tatsachen, so gelangt man zu der Überzeugung, dass die fettartigen Stoffgemische der Kutikula, der kutisierten Lamellen und der Suberinlamellen Fettsäuren, andere eigenartige Säuren oder deren Anhydride, teilweise auch Fette zu enthalten scheinen, und dass diese Stoffgemische bei den verschiedenen Pflanzenspezies verschieden sind. Es ist wahrscheinlich, dass die als „Kutin“ oder „Suberin“ etc. bezeichneten Substanzen bei den verschiedenen Pflanzenspezies ebenso in ihrer Zusammensetzung variieren wie die Pflanzenfette (der verschiedenen Spezies), so dass also z. B. die „Kutine“ der verschiedenen Spezies verschiedene Stoffgemische ähnlicher Natur, aber nicht gleicher Natur sein werden.

Aus leicht zu erkennenden praktischen Gründen will ich jedoch in meiner Arbeit ohne Rücksicht auf die Chemie der Substanzen je nach der Lagerung der Stoffe folgende Ausdrücke gebrauchen.

Ganz allgemein bezeichne ich die Stoffgemische, um welche es sich hier handelt, als „Korkstoffe“. Als „Kutine“ bezeichne ich die Korkstoffe, welche in der Epidermis vorkommen und eine reine Kutinlamelle ohne Cellulosegrundlage (Kutikula) bilden können. „Kutisierende Stoffe“ nenne ich die Substanzen, welche einer Kohlehydratgrundlage molekular eingelagert sind; die mit kutisierenden Stoffen imprägnierten Lamellen bezeichne ich als „kutisierte Lamellen“. „Suberine“ will ich in dieser Arbeit die Korkstoffe nennen, welche in Kork- und Endodermzellen Lamellen ohne nachweisbare Kohlehydratgrundlage bilden. Die betreffenden Lamellen bezeichne ich mit dem von v. Höhnel eingeführten Namen „Suberinlamellen“.

Die Korkstoffe verleihen den ganz oder zum Teil von ihnen gebildeten Lamellen eine Reihe von charakteristischen Eigenschaften, die zu Erkennungsmerkmalen dieser Lamellen werden können.

Allgemein bekannt für diese Lamellen sind die eingangs schon erwähnten Eigenschaften der Unlöslichkeit in Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak und der Braunfärbung durch Chlorzinkjod. Wichtiger wie diese nur zur Orientierung zu benutzenden Reaktionen sind die Eigenschaften, auf welche v. Höhnel (1877, S. 522) seine Korkreaktionen gründete, nämlich die (relative) Unlöslichkeit der Lamellen in Chromsäure und die Eigentümlichkeit, mit ätzenden Alkalien wasserunlösliche Korkstoffseifen, mit Schulzes Gemisch das unter dem Namen „Cerinsäure“ bekannte charakteristische Oxydationsprodukt zu liefern.

In neuerer Zeit ist auch die Einwirkung von Osmiumsäure und Fettfarbstoffen auf die Korkstoffe zum Nachweis der letzteren herbeigezogen worden. Besondere Beachtung verdient schliesslich noch das Verhalten der Lamellen gegen Eau de Javelle. Ich habe in meiner Arbeit die v. Höhnelschen Reaktionen (Kali-Chromsäure-Cerinsäure-Reaktion) benutzt und daneben von einem geeigneten Färbungsverfahren der Lamellen mit Sudan III. ausgiebig Gebrauch gemacht. Ausserdem wurde das von Zimmermann (1892, S. 60) zuerst bei Korkreaktionen verwendete Eau de Javelle bei fast allen Reaktionen auf Korkstoffe mit benutzt. Die bei diesen Reaktionen befolgten Methoden will ich mit meinen Erfahrungen über diese Reaktionen kurz angeben.

Wirkung der Eau de Javelle auf Korkstoffe enthaltende Lamellen. Zimmermann (1892, I, S. 63 u. f.) zeigte, dass Suberinlamellen sehr widerstandsfähig gegen Eau de Javelle sind. Er konnte Schnitte von Korken und Endodermen 60 Stunden in Eau de Javelle macerieren, ohne dadurch die Färbbarkeit der Suberinlamellen solcher Präparate sichtlich zu beeinträchtigen. Die Angaben Zimmermanns wurden von Strasburger (1889, S. 135) bestätigt. Meine eigenen Untersuchungen haben folgendes gezeigt. Eau de Javelle kann in manchen Fällen noch bedeutend länger wie bei den Versuchen Zimmermanns auf die Suberinlamellen der Endodermzellen einwirken, ohne dass bei der nachträglichen Färbung sichtbare Veränderungen der Lamellen bemerkbar werden. So

waren z. B. die Suberinlamellen der Interkutis [1]) von Eucharis amazonica noch nach 14 Tage anhaltender Maceration in Eau de Javelle ungelöst und in ihrer Färbbarkeit unverändert. Verholzte Lamellen, die sich in unverändertem Zustande gegen Schwefelsäure, Chlorzinkjod, Osmiumsäure, Fettfarbstoffe und, wie ich besonders betone, bezüglich der Gelbfärbung oft auch gegen Kalilauge ähnlich wie Korkstoffe führende Lamellen verhalten, verlieren schon nach kurzer Eau de Javelle-Behandlung diese Eigenschaften und geben die Reaktionen reiner Celluloselamellen. (Vergl. hierzu Mangin, 1888, S. 425 und Zimmermann, 1892, S. 63 u. f.). Verwechselungen von verholzten Lamellen mit Suberinlamellen kann man deshalb vermeiden, wenn man nach dem Vorgange von Zimmermann (1892, S. 60) die auf Suberinlamellen zu prüfenden Präparate zunächst in Eau de Javelle maceriert.

Ich habe die meisten der untersuchten Präparate in dieser Weise vorbehandelt. Wenn es sich nur um Färbungen der Suberinlamellen handelte, genügte oft eine wenige Minuten lange Einwirkung der Javellschen Lauge. Nur bei wenigen Wurzeln, so z. B. bei denen von Ananassa macrodontes war eine längere Einwirkung nötig. Nach der Maceration wurden die Schnitte in salzsäurehaltigem Wasser sorgfältig ausgewaschen. Derartig vorbehandelte Präparate können vorteilhaft schon mit Chlorzinkjod gefärbt werden, da die schwach verholzten Lamellen der Scheidenzellen dann gewöhnlich blau oder bräunlich mit einem deutlich blauen Ton gefärbt werden. Noch klarer werden die Bilder, wenn Korkfarbstoffe z. B. Sudan III an Stelle des Chlorzinkjods verwendet werden.

Die Verwendung der Javelleschen Lauge fand ich noch deswegen vorteilhaft, weil eine genügend lange Maceration an den vom Protoplasten befreiten Endodermzellen die Tüpfel und Schichtungen der sekundären, der Suberinlamelle aufliegenden Celluloselamellen besser sichtbar macht und die Suberinlamellen, oft auch die Mittellamellen bis zu einem gewissen Grade isoliert. Die Suberinlamellen legen sich unter dem Einfluss von Eau de Javelle öfters in kleine Falten und heben sich dadurch von den anliegenden Lamellen ab. (Taf. I, Fig. 1 s.) Lässt man auf derartig modifizierte Wände kalte Kalilauge einwirken, so treten die geschilderten Erscheinungen in noch stärkerem Grade hervor. Die Celluloselamellen quellen dabei sehr stark, die Suberinlamellen werden mehr zerknittert und stärker von den angrenzenden Lamellen abgehoben, vielleicht weil sie zum Teil in Kaliumphellonat oder in eine andere in kaltem Wasser quellbare Kaliumverbindung übergehen. Auch die Bildung von Korkstoffseifen ist an Präparaten, die in der eben besprochenen Weise vorbereitet wurden, nach meinen Erfahrungen leichter zu ermöglichen als durch einfaches Erhitzen der Endodermen mit Kalilauge, so dass also die Kaliprobe v. Höhnels ebenfalls vorteilhaft mit der Eau de Javelle-Maceration verbunden wird. Hiebei ersetzt die Javellsche Lauge das Schulzesche Gemisch, welches v. Höhnel (1877, S. 525) zu ähnlichen Zwecken benutzte, dessen Handhabung aber weniger einfach erscheint.

Die von mir benutzte Eau de Javelle wurde nach der in A. Meyers Praktikum (1901, S. 15) angegebenen Vorschrift hergestellt.

Die Chromsäurereaktion. Die von v. Höhnel (1877, S. 526) zuerst ausgiebig benutzte Chromsäurereaktion habe ich an den Suberinlamellen der Endodermzellen häufig zur Anwendung gebracht und dabei eine 50 %ige Chromsäurelösung benutzt. Bei der Chromsäureprobe ist Wärme zu vermeiden, weil kochende Chromsäurelösung die Korkstoffe führenden Lamellen löst (v. Höhnel, 1878, S. 84).

[1]) Siehe Kapitel IV B.

Die Kalireaktion. Die Kalireaktion wurde stets erst nach Maceration der Präparate mit Eau de Javelle und Auswaschen derselben in 1-proc. Salzsäurewasser hervorgerufen. Die benutzte Kalilauge enthielt 20 % Kaliumhydroxyd.

Von der sogen. Cerinsäurereaktion (v. Höhnel, 1877, S. 524) habe ich seltener Gebrauch gemacht; wo sie zur Anwendung kam, wurde nach der Anweisung v. Höhnels (l. c.) verfahren.

Färbung der Korkstoffe enthaltenden Lamellen. Bei den auf einer charakteristischen Färbung der Korkstoffe beruhenden Korkreaktionen sind bisher als färbende Stoffe gebraucht worden Ammoniakfuchsin nach van Tieghem (Zimmermann, 1892 II, S. 151), Chlorophyll (Correns, 1888, S. 652), Osmiumsäure, Alkannin, Cyanin (Zimmermann, 1892 I, S. 58), Sudan III, (Buscalioni 1898). Beim Beginn der vorliegenden Arbeit benutzte ich von diesen Körpern besonders Ammoniakfuchsin, Cyanin und Alkannin. Dabei wurden in allen Fällen die Schnitte vorher mit Eau de Javelle behandelt, weil die sämtlichen genannten Stoffe verholzte Lamellen fast ebenso intensiv färben wie Korkstoffe enthaltende Lamellen.

Weitaus der beste Korkfarbstoff ist nach meinen Erfahrungen Sudan III (Benzolazobenzolazo-β-naphtol), neuerdings als solcher von Buscalioni (1898) empfohlen. Ich habe im späteren Teil meiner Arbeit ausschliesslich Sudan III zur Färbung der Korkstoffe benutzt. Sudan III hat vor den weiter oben genannten Korkfarbstoffen den Vorzug, dass seine Lösungen unbegrenzt haltbar sind und die Anwendung von Wärme bei der Reaktion gestatten; ausserdem kann Sudan III in sehr vielen Fällen ohne die Vorwirkung von Eau de Javelle zur Anwendung kommen, weil es verholzte Lamellen in der Regel nur schwach rötlich, die Kutikula, kutisierte Lamellen und Suberinlamellen dagegen mit einem etwa rotbraunen Ton färbt, der gewöhnlich leicht von der Farbe der event. mitgefärbten verholzten Lamellen zu unterscheiden ist. Ich habe jedoch die Schnitte beim Nachweis von Suberinlamellen stets erst nach Eau de Javelle-Maceration mit Sudan gefärbt. Buscalioni (1898) bringt Sudan III in alkoholischer Lösung zur Anwendung. Ich fand es bald zweckmässiger, den Farbstoff in einer Alkoholglycerinmischung zu lösen. Das so hergestellte Reagens gibt Sudan leicht an die zu färbenden Wandschichten ab und gestattet auch die Inanspruchnahme höherer Temperaturen, bei welchen nach meinen Erfahrungen die Korkstoffe sich leichter färben als bei gewöhnlicher Temperatur, vielleicht weil sie in der Wärme ihren Aggregatzustand ändern und schmelzen. (Vgl. hierzu die Angaben Ambronns (1888, S. 226), die ganz allgemein ein Schmelzen der Korkstoffe bei höherer Temperatur wahrscheinlich machen.) Die von mir benutzte Lösung, die ich als „Sudanglycerin“ bezeichnen will, wurde in der Weise hergestellt, dass 0,01 g Sudan III in 5 g Alkohol von 96 % gelöst und der so erhaltenen Lösung 5 ccm Glycerin zugesetzt wurden. Die Schnitte wurden in einem Tropfen Sudanglycerin auf dem Objektträger über einem doppelten Drahtnetz bei kleiner Flamme bis zum Sieden des Alkohols erhitzt, dann in Wasser ausgewaschen und in verdünntes, event. in konzentriertes Glycerin eingelegt. Sudanglycerin färbt die Kutikula und die Suberinlamellen gleich intensiv, während es kutisierte Lamellen je nach der Menge der eingelagerten Korkstoffe mehr oder minder stark zu tingieren scheint.

Es mag hier noch angefügt werden, dass das von Michaelis (1901) an Stelle von Sudan III wegen seiner gesättigteren Nüance als Fettfarbstoff empfohlene Scharlach R. (Fettponceau, Toluolazotoluolazo-β-naphtol) sich gleichfalls als Korkfarbstoff verwenden lässt. Man färbt am zweckmässigsten mit einer gesättigten Lösung des Farbstoffes in 70-proc. Alkohol. Scharlach R. in Alkoholglycerinlösung zu benutzen, schien mir unvorteilhaft zu sein, weil sich bei einigen Versuchen zeigte, dass dasselbe beim Erkalten einer derartigen Lösung sich nicht in Krystallnadeln wie Sudan III,

sondern in amorph erscheinenden, hautartigen Massen ausscheidet, welche das Auffinden der Schnitte und das Beobachten erschweren. Wegen dieser Umstände habe ich von der weiteren Verwendung von Scharlach R. abgesehen, wozu ich umsomehr bewogen wurde, weil mir der Unterschied im Farbenton zwischen Sudan III und Scharlach R. bei Korkfärbungen nur sehr gering erscheint.

Der Nachweis der schmelzbaren Korkstoffe wurde durch Erhitzen der Objekte mit Sudanglycerin oder Glycerin geführt. Die Objekte wurden in derselben Weise, wie es für die Färbung mit Sudanglycerin angegeben wurde, auf dem Objektträger in einem Tropfen des Reagenzes sehr vorsichtig bis zum Aufsteigen von Dämpfen erhitzt. Nach dem Erkalten der erhitzten Flüssigkeiten wurden diese mit wenig Wasser verdünnt und in der so erhaltenen Mischung die Präparate direkt beobachtet.

Bei der Benutzung der Literatur war es besonders störend, dass von einzelnen Autoren der Nachweis der Korkstoffe nicht mit der wünschenswerten Sicherheit ausgeführt worden ist, so dass die diesbezüglichen Angaben meist wenig zuverlässig erscheinen oder unbestimmt sind. So bezeichnet z. B. Olivier (1880, S. 25) die Zellwände des Velamens von Clivia miniata (Imantophyllum m.) als verkorkt, während sie in Wirklichkeit verholzt sind. Marié (1885, S. 93) bezeichnet die Wände des Metaderms[1]) von Helleborus niger als verkorkt; dasselbe geschieht von Tschirch (1889, S. 252). Siedler (1892, S. 427) gelangt zu einer Charakteristik der Endodermzellwände wie die folgende: „Sie (die Endodermzellwände) scheinen in diesen Stadien aus einem Mittelding zwischen Holz- und Korksubstanz zu bestehen". Juel (1884) gibt überhaupt keine Auskunft über die Korkstoffe der von ihm untersuchten Interkuten[2]). Ich betone deshalb, dass ich besondere Sorgfalt auf die Auffindung der Korkstoffe verwendet habe.

Wenn ich in vorliegender Arbeit eine Lamelle als kutisiert bezeichne, so soll damit ausgesprochen werden, dass diese Lamelle mit Phloroglucin-Salzsäure farblos bleibt, sich mit Sudanglycerin rot färbt, in Chromsäure unlöslich ist, und nach genügend langer Behandlung mit Eau de Javelle oder Kalilauge eine deutlich erkennbare Kohlehydratgrundlage zurücklässt. Ich bezeichne also alle nur kutisierten Lamellen als kutisierte. Wo zugleich eine Verholzung und Kutisierung oder ähnliches vorkommt, bemerke ich dies besonders. Wenn ich eine Lamelle Suberinlamelle nenne, so heisst dies, dass die betreffende Lamelle sich mit Sudanglycerin rötet, dass sie die v. Höhnelschen Reaktionen mit Chromsäure und Kalilauge gibt, und dass sie durch Kalilauge aus der Membran ohne Kohlehydratrückstand entfernt werden kann.

Die Cerinsäurereaktion habe ich nur in einzelnen Fällen ausgeführt; es ist jedoch wahrscheinlich, dass die hier als Suberinlamellen bezeichneten Lamellen stets auch diese Reaktion geben.

[1]) Siehe Kapitel IV D.
[2]) Siehe Kapitel IV B.

III. Die Wurzelhaut.

A. Nomenklatur der Begriffe.

Für die einschichtige Oberhaut der normalen Boden- und Wasserwurzeln benutzten die älteren Autoren die besondere Bezeichnung Epiblema. Unter diesem Namen versteht z. B. Schleiden (1861, S. 195) eine Form der Oberhaut, welche sich in Wasser oder Erde entwickelt und nach aussen mündende Intercellulargänge nicht besitzt. Die späteren Beobachter (v. Höhnel, 1877, S. 643, de Bary 1877, S. 33 u. 429, Schwendener, 1882[I], S. 189) gebrauchten an Stelle des Wortes Epiblema meist die Bezeichnung Epidermis, weil sie durchgreifende Unterschiede zwischen der Epidermis oberirdischer Organe und der Oberhaut der Wurzeln nicht anerkannten. Schwendener (1882[II], S. 190) z. B. bemerkt gelegentlich: „Sie (die oberflächliche Zellschicht der Wurzeln) entspricht durchaus der Epidermis oberirdischer Organe und besitzt wie diese eine je nach den Lebensverhältnissen mehr oder weniger entwickelte Kutikula. Dass die höchste Ausbildung der letzteren nur an Zweigen und immergrünen Blättern zu finden ist, erklärt sich durch die grösseren Anforderungen, denen dieselben zu genügen haben, von selbst". Er betrachtete also die beiden Epidermen nur als graduell verschieden. Haberlandt (1896, S. 187) sagt, dass die Wurzelepidermis „die Epidermis der Wurzel im rein morphologischen Sinne vorstelle" und rechnet sie zu den Absorptionsgeweben.

Die französichen Botaniker (van Tieghem 1891, S. 674, Olivier 1880, S. 13, Gérard 1880[II], S. 292, Marié, 1885, S. 13) unterscheiden die Wurzelepidermis von der Achsenepidermis und bezeichnen sie als „assise pilifère". Der Begriff der „assise pilifère" wurde aufgestellt von Olivier (1880, S. 13) unter alleiniger Berücksichtigung der Morphologie. Für Olivier war dabei entscheidend, dass die Wurzeloberhaut dadurch von der Achsenepidermis abweicht, dass sie nicht wie diese aus der Epidermis der Keimpflanze hervorgeht, und dass sie am Wurzelhals mit hypodermen Zellschichten der Achse korrespondiert, ferner dass sie der Spaltöffnungen ermangelt. Wiesner (1898, S. 107) hat den Ausdruck Epiblem beibehalten, jedoch unter Betonung nicht nur der morphologischen, sondern auch der funktionellen Unterschiede zwischen Epiblem und (Achsen-)Epidermis.

Die Oberhaut der Luftwurzeln epiphytischer Orchideen und Araceen bezeichnet man seit Schleiden (1845, S. 258) als Velamen oder Wurzelhülle. Übereinstimmung in der Anwendung dieses Namens besteht aber eigentlich nicht. Während Leitgeb (1865, S. 183), Meinecke (1894, S. 187), Haberlandt (1896, S. 199) eine einschichtige Oberhaut der Luftwurzeln als Velamen bezeichnen, wenn ihre Zellen im Membranbau den typischen Elementen der mehrschichtigen Velamen ähnlich sind, war de Bary (1877, S. 241) geneigt, auch die glattwandige Luftwurzeloberhaut von Hoya carnosa Velamen zu nennen, weil sie über einer Kurzzellen-Interkutis [1]) liegt, deren Vorkommen de Bary (1877, S. 429) mit wenigen Ausnahmen nur für die Wurzeln mit deutlichem Velamen als sicher erwiesen hielt. Juel (1884, S. 4) dagegen wendet den Ausdruck Wurzelhülle dort an, wo „sich ausserhalb der epidermoidalen Schicht [2]) mehrere Zellschichten vorfinden, wahrscheinlich durch Teilung einer einzigen Zellschicht entstanden".

Wie man sieht, sind meist einseitige Gesichtspunkte bei der Aufstellung der Nomenklatur

[1]) Siehe Kapitel IV B 2.
[2]) Siehe Kapitel IV A.

der Wurzeloberhaut massgebend gewesen. Will man eine wirklich praktische Nomenklatur schaffen, so wird man alle Merkmale, welche die Morphologie, die Entwicklungsgeschichte und die Physiologie der Wurzeloberhaut darbieten, berücksichtigen müssen, ein Prinzip, welches von Arthur Meyer (1898) in seinem Praktikum durchgeführt ist. Auch wird man bei Behandlung dieser Frage in erster Linie die Einzelzelle genauerer Beachtung würdigen müssen. Die Kenntnis der Einzelzelle bietet dann leicht die Handhabe für eine zweckmässige Einteilung der Gewebe. Die in der Arbeit benutzten Namen und Begriffe sind von diesem Standpunkt aus gebildet.

Ich bezeichne einschichtige wie mehrschichtige Oberhäute der Wurzel mit dem von Herrn Professor Meyer vorgeschlagenen Namen „Wurzelhaut“ („Rhizodermis“). Dieses Wort gebrauche ich also für die ein- oder mehrschichtigen Gewebe, welche ontogenetisch aus einer einschichtigen, embryonalen Zellage (Protoderm) hervorgehen und unter anderem und hauptsächlich zur Aufnahme von Wasser und Salzen dienen.

Es gehört zu der Wurzelhaut erstens diejenige Form derselben, welche bei normalen Land- und Wasserwurzeln vorkommt und die der Epidermis oberirdischer Organe noch am ähnlichsten ist, die Schicht, welche als Epidermis, Epiblema oder assise pilifère bezeichnet wurde. Ich nenne sie in der Folge „normale Wurzelhaut“ oder „Epiblem“. Für die Zellen, von welchen das Epiblem gebildet wird, werde ich den von Herrn Professor Meyer vorgeschlagenen Namen „Aufzellen“ gebrauchen, da ein passender Name für meinen Begriff fehlt. Der Name Aufzelle vertritt das etwas zu lange Wort Wurzelepidermiszellen, welches Herr Professor Meyer in seinem Praktikum (1898, S. 21) benutzte, welches aber nicht mehr gut brauchbar ist, da auch die Velamenzellen Wurzelepidermiszellen genannt werden können.

Zur Wurzelhaut rechne ich ferner die mehrschichtigen Aufzellengewebe, welche entwicklungsgeschichtlich aus einer embryonalen einschichtigen Wurzelhaut durch Tangentialteilungen hervorgehen und soweit die heutigen Beobachtungen reichen, stets über einer Interkutis [1]) liegen. Diese Art der Wurzelhaut stellt eine Übergangsform zwischen Velamen und der normalen Wurzelhaut vor. Sie findet sich, wie wir sehen werden, bei einzelnen Monokotyledonen.

Drittens fallen unter den Begriff der Wurzelhaut die ein- oder mehrschichtigen Velamen, welche aus toten Zellen bestehen und nach den heutigen Kenntnissen immer einer Endoderm-Hypodermis (Interkutis) [1]) aufliegen. Die für diese Form der Wurzelhaut charakteristischen Zellen werde ich mit dem von Herrn Professor Meyer vorgeschlagenen Namen „Velamenzellen“ bezeichnen. Die Velamenzellen sind plasmafreie Elemente, deren verholzte Membranen mit charakteristischen Sekundärauflagerungen versehen sind und von Perforationen durchbohrt sein können.

B. Die Aufzellen.

Die Aufzellen sind fast ausnahmslos mit der Wurzel gleichsinnig gestreckte Elemente, deren Aussenwand etwas vorgewölbt ist. Sie besitzen entweder die Form langer vier- bis sechsseitiger Prismen mit rechteckigen oder annähernd rechteckigen Tangentialwänden (Agave americana, Alisma Plantago, Calla palustris, Brassica Rapa, Cannabis sativa, Helianthus annuus, Iris germanica etc. Taf. I, Fig. 2 ep.), oder sie sind an den Stellen, an welchen die Querwände der Nachbarzellen sitzen, tangential gedehnt und infolgedessen mit meist sechsseitigen Tangentialwänden versehen (Ananassa macrodontes, Arum italicum, Arundinaria japonica, Caladium hybridum, Canna indica,

[1]) Siehe Kapitel IV B.

Curcuma longa, Eucharis amazonica, Hedychium Gardnerianum, Hemerocallis fulva, Hydrosme Rivieri, Phoenix dactylifera, Phragmites communis, Ricinus communis, Saccharum officinarum, Vallota purpurea, Vincetoxicum officinale. Taf. I, Fig. 3 ep.)

Die meist vier- bis sechsseitigen Querschnittsformen der Zellen sind entweder isodiametrisch oder radial gestreckt und meist kleiner wie diejenigen der hypodermen Zellen. (Taf. I, Fig. 4, ep., 5 ep., 6 aw.) Bei Arundinaria japonica (Taf. IV, Fig. 71 ep.), Hydrocharis Morsus Ranae (Taf. I, Fig. 7 ep.), nach Juel (1884, S. 6) auch bei Smilax rotundifolia, nach Klinge (1879, S. 5) bei Scirpus und Eriophorum (besonders E. alpinum) sind sie grösser wie die Querschnittsformen der Hypodermzellen. Die Aufzellen der Nebenwurzeln von Phragmites sind auf dem Querschnitt nicht, wie Klinge (1879, S. 5) angibt, grösser, sondern etwa ebenso gross wie die Hypodermiszellen. (Taf. III, Fig. 62 ep.)

Die Länge der Aufzellen beträgt nach meinen Beobachtungen durchschnittlich 300 μ, bei Hydrocharis Morsus Ranae, Calla palustris, Tropaeolum Majus, Iris germanica (Nebenwurzeln[1]) jedoch etwa 750 μ. Die radiale Tiefe der Zellen schwankt meist zwischen 10 und 35 μ; bei Myriophyllum und Comarum palustre beträgt sie nur etwa 8 μ, bei Arundinaria japonica 60—70 μ, bei Hydrocharis Morsus Ranae sogar 70—80 μ. Die Membranen der Aufzellen können unter sich alle gleich dick sein, [Asparagus Sprengeri (Taf. I, Fig. 6 aw.), Agave americana, Hydrosme Rivieri (Taf. II, Fig. 23 ep.), Canna indica (Taf. IV, Fig. 67 ep.) Caladium hybridum (Taf. IV, Fig. 68 ep.) etc.]. Mitunter sind auch die Aussenwände etwas kräftiger gebaut wie die Innenwände und die Radialwände nehmen von aussen nach innen zu an Dicke ab, [Iris germanica, Iris sibirica (Taf. III, Fig. 48 ep.), Clematis recta (Taf. II, Fig. 44 ep.), Actaea spicata, Adonis vernalis, Trapa natans (Taf. III, Fig. 60 ep.), Helianthus annuus (Taf. II, Fig. 38)]. Bei Calla palustris (Taf. III, Fig. 53 ep.) und Hemerocallis fulva (Taf. II, Fig. 46 ep.) ist die Innenwand relativ dick und die Radialwände verdünnen sich nach aussen zu. Die Dicke der Aufzellenwände schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen 0,27 bis 4 μ. So ist die Aussenwand der Aufzellen

bei	Hedychium Gardnerianum	0,27—0,3 μ	dick
„	Hydrosme Rivieri	0,3 μ	„
„	Calla palustris	0,3—0,4 μ	„
„	Caladium hybridum	0,35—0,37 μ	„
„	Hydrocharis Morsus Ranae	0,35—0,4 μ	„
„	Ricinus communis	0,4 μ	„
„	Tropaeolum Majus	0,4 μ	„
„	Geranium rotundifolium	0,45—0,5 μ	„
„	Canna indica	0,5 μ	„
„	Galeopsis ochroleuca	0,5 μ	„
„	Helianthus annuus	0,5 μ	„
„	Phoenix dactylifera	0,5 μ	„
„	Arundinaria japonica	0,6 μ	„
„	Drosophyllum lusitanicum	0,83 μ	„
„	Ananassa macrodontes	0,7—0,9 μ	„
„	Vincetoxicum officinale	1 μ	„

[1]) Die in der Arbeit gebrauchte Nomenklatur ist im allgemeinen die von Arthur Meyer (1891 und 1898) angegebene.

bei Phragmites communis (Langzellen der Wasserwurzeln)	1	μ dick
„ Zea Mais (junge Wurzelzonen)	1	μ „
„ Acorus Calamus	1—1,2	μ „
„ Helleborus niger (junge Zellen)	2,5	μ „
„ Iris sibirica	4	μ „

Die Wände der Aufzellen sind entweder optisch einheitlich oder in Lamellen von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen differenziert. Bei den Aufzellen von Iris germanica, Iris sibirica (Taf. III, Fig. 48, ep.), Helleborus niger (Taf. III, Fig. 49), Trapa natans (Taf. III, Fig. 60, ep.), Adonis vernalis, Actaea spicata, Eucharis amazonica lassen sich an den Radial- und Tangentialwänden leicht primäre und sekundäre Lamellen von einander unterscheiden. Die letzteren sind bei Iris germanica, Iris sibirica, Helleborus niger, Adonis vernalis, Actaea spicata relativ dick. Bei anderen Pflanzen sind nur an den Aussenwänden der Aufzellen leichte Schichtungen wahrzunehmen, so z. B. bei Brassica Rapa (Taf. I, Fig. 5 ep.), Elodea canadensis (Taf. I, Fig. 8), Hydrocharis Morsus Ranae, Monstera deliciosa (Taf. I, Fig. 9), Acorus Calamus, Zea Mais (Taf. I, Fig. 10 ep.).

Die stoffliche Zusammensetzung der Aufzellwände ist bei den einzelnen Pflanzen relativ mannigfaltig. Nach meinen Beobachtungen können sich am Bau der Membran beteiligen Celluloselamellen, Schleimlamellen, kutisierte Lamellen, verholzte Lamellen, farblose oder gelbliche bis dunkelbraune Lamellen, deren Kohlehydratgrundlage wohl mit Schutzstoffen unbekannter Natur infiltriert ist. Anordnung und Vorkommen dieser verschiedenartigen Lamellen geht aus der folgenden Zusammenstellung der von mir beobachteten Zellwandstrukturen hervor. Berücksichtigen wir zunächst die Fälle, in denen die Wände aus einer optisch einheitlichen Substanz bestehen, so findet man folgende Fälle verwirklicht:

1. Die Radial- und Tangentialwände der Zellen sind kutisiert. Im jüngsten Zustande der Zellen bestehen die Wände aus reiner Cellulose. Die kutisierenden Stoffe lassen sich der Wand durch kurze Maceration mit Eau de Javelle entziehen; die macerierte Membran gibt wieder Cellulosereaktion. (Hydrosme Rivieri.)

2. Die Aussenwände sind sehr schwach kutisiert und verhalten sich gegen Eau de Javelle wie die obengenannten Lamellen, die übrigen Wände bestehen aus Cellulose. (Geranium rotundifolium, Ricinus communis.)

3. Alle Wände sind verholzt, d. h. sie sind unlöslich in konzentrierter Schwefelsäure, schwer löslich in Chromsäure und färben sich gelb mit Anilinhydrochlorat, rot mit Phloroglucin-Salzsäure. Hierher möchte ich die Aufzellen von Hemerocallis fulva rechnen; doch ist dabei zu berücksichtigen, dass hier an den Zwickeln der Innenwände primäre Wandpartien (p) von sekundären Schichten (sw) unterschieden werden können (Taf. II, Fig. 46 p und sw). Nur die letzteren geben intensiv die Reaktionen verholzter Lamellen.

4. Die Membranen bestehen aus Cellulose (oder anderen Kohlehydraten?), welche mit Stoffen unbekannter Natur infiltriert sind. Hierher gehören die Aufzellenwände von Calla palustris, Asparagus Sprengeri, Ananassa macrodontes, die von Natur aus farblos sind. Sie färben sich mit Chlorzinkjod bräunlich oder blau mit einem Anflug von Grau oder Braun; in konzentrierter Chromsäure sind sie langsam ohne Rückstand, in konzentrierter Schwefelsäure meist mit Ausnahme eines feinen hyalinen oder bräunlichen Häutchens löslich. Sudan- und Phloroglucin-Färbung nehmen sie nicht an und erhalten durch kurze Maceration mit Eau de Javelle

die Eigenschaften reiner Cellulosewände. Die Aufzellwände von Drosophyllum (Taf. IV, Fig. 74 ep.) sind in ihrer ganzen Dicke braunschwarz gefärbt. Sie sind in Schwefelsäure unlöslich, von konzentrierter Chromsäurelösung werden sie erst nach einer Stunde gelöst. Eau de Javelle entfärbt sie nach mindestens halbstündiger Einwirkung und gibt ihnen die mikrochemischen Eigenschaften von Cellulosewänden. Durch die Salzsäure, Essigsäure, Salpetersäure wird die Farbe der Membran nicht merkbar verändert. Ebenso verhält sich die Färbung der Wand gegen Alkohol, Äther, Benzol, Chloroform, obwohl Wurzelstücke von Drosophyllum an die letztgenannten Flüssigkeiten einen gelbbraunen Stoff abgeben, welcher beim Verdunsten des Lösungsmittels krystallinisch abgeschieden wird, (und bei Zimmertemperatur flüchtig zu sein scheint)[1]).

Ähnliche Färbung wie die Aufzellwände von Drosophyllum besitzen die Membranen der Aufzellen von Nepenthes-Arten und von Myriophyllum[2]).

Bei den Aufzellen mit doppelschichtigen Wänden beobachtete ich folgende Typen des Lamellenbaues:

5. Die Schichtungen sind deutlich nur an der Aussenwand zu erkennen, die aus einer peripheren Schleimlamelle und einer inneren, relativ dünnen Lamelle besteht. Die letztere setzt sich über die Radialwände und Innenwände fort; sie gibt im jüngsten Zustand Cellulosereaktion, verändert sich stofflich aber frühzeitig und verhält sich dann gegen Chlorzinkjod, Schwefelsäure, Sudan, Phloroglucin, Eau de Javelle wie die Aufzellwände von Calla, Asparagus Sprengeri. (Siehe Typus **4.**)

Aufzellenwände von der beschriebenen Zusammensetzung besitzen die Wurzeln von Zea Mais. Bei Zea Mais sind die verschiedenen, eben beschriebenen Lamellen am besten an den etwa **0,5** cm hinter der Wurzelhaube liegenden Aufzellen zu beobachten. (Taf. I, Fig. **10** ep.) An den relativ dicken Aussenwänden der letzteren findet sich manchmal eine zarte, äusserste Lamelle, die kontinuierlich über Zellen und Wurzelhaaranlagen hinwegläuft, ohne in eine Radialwand einzubiegen (Taf. I, Fig. 10 al.); sie ist gewöhnlich nur stückweise erhalten und ist wahrscheinlich der Rest der Primärlamelle, welche die meristematische Wurzelhaut von der Wurzelhaube trennte. In Chromsäure ist diese Lamelle löslich, in Schwefelsäure unlöslich; mit Chlorzinkjod färbt sie sich nicht oder selten nach längerer Einwirkung schwach gelblich. Sudanfärbung nimmt sie nicht an. An wenige Centimeter von der Spitze entfernten Zellen kommt sie überhaupt nicht mehr vor. Unter der eben beschriebenen Lamelle, oder, wo diese nicht vorhanden ist, an der Aussenseite der Aussenwand liegt eine bei meinem Untersuchungsmaterial bis **2** μ dicke Lamelle (Taf. I, Fig. **10** sl.), die in gleich dicker Schicht sich über die Wurzelhaaranlagen fortsetzt und auch an ausgewachsenen Wurzelhaaren als dünne Lamelle zu erkennen ist. Sie steht in Zusammenhang mit feinen Mittellamellen der Radialwände, welch erstere in konzentrierter Schwefelsäure als zarte hyaline Häutchen sichtbar werden. Die genannte, gewöhnlich peripher liegende Lamelle der Aufzellen und Wurzelhaare besteht aus einem im Wasser leicht verschleimenden Kohlehydrat. Sie ist in Schwefelsäure unlöslich, färbt sich mit Methylenblau [nach dem Verfahren von Krämer (1897, S. 20.)] schwach blau, mit Brillantblau, Methylgrün, in wässeriger Lösung schwach, mit wässeriger Corallinlösung nach zwölf Stunden schwach rosa, verliert aber die letztgenannte Färbung leicht wieder in Wasser. In Chlorzinkjod bleibt sie farblos, in Chlorcalciumjod [nach

[1]) Schüttelt man die Wurzeln von Drosophyllum im Reagensglase mit Kalilauge oder Ammoniakflüssigkeit, so nehmen diese Flüssigkeiten zunächst eine dunkelviolette, dann eine dunkelbraune Farbe an.

[2]) Bekanntlich sind auch bei den Wurzeln der Gymnospermen und der Filices meist die Wände der Wurzelhaut oder auch der gesamten Rinde braun gefärbt.

Mangin (1888, S. 423)] wird sie braun. "Es ist bemerkenswert, dass bei Zea Mais auch in der Region der Wurzelhaube Schleimschichten vorkommen, die ganz dieselben Reaktionen geben, wie die peripheren Schleimschichten der Aufzellen. So sind die Embryonalzellen der Wurzelhaut gegen die Wurzelhaubenzellen durch eine Schleimschicht abgegrenzt, welche sich auf medianen Längsschnitten durch die Wurzelspitze als eine anfangs relativ dünne, nach dem älteren Teile der Wurzel zu dicker werdende, leuchtend helle Lamelle zu erkennen gibt. Diese Schicht, welche deutlich auf der bebekannten Zeichnung von Sachs (1873, S. 146) zu erkennen ist, verquillt an den ältesten Teilen der Wurzelhaube und ist oberhalb derselben nur noch in Form der auf Seite 15 beschriebenen dünnen Lamellenreste erhalten. Die Mittellamellen der Wurzelhaubenzellen bestehen gleichfalls aus einem leicht verschleimenden Kohlehydrat; sie verquellen an den älteren Wurzelhaubenzellen und verwandeln sich in eine Schleimlage (Taf. I, Fig. 11 sl), welche die ganze Region der Wurzelhaube einhüllt und welche in ihren Reaktionen mit der Schleimschicht der älteren Aufzellen übereinstimmt. Die wachstumsfähigen Teile der Wurzeln sind also an ihrer gesamten Oberfläche mit einer in ihren Reaktionen einheitlichen Schleimschicht bedeckt.[1]) Die Aufzellen der älteren Wurzelzonen von Zea Mais besitzen die Schleimschicht nicht mehr. Die Zellen grenzen sich dann nach aussen durch die ursprünglich unter der Schleimschicht liegende, relativ dünne Innenlamelle (Taf. I, Fig. 10 il.) ab. Diese verändert sich bei Stützwurzeln mitunter so, dass sie mit Phloroglucin-Salzsäure Rotfärbung annimmt. Periphere Schleimlamellen besitzen nach Klinge (1879, S. 5) die Aufzellen der Cyperaceen und Gramineen ganz allgemein; diese Lamellen erreichen nach den Angaben des genannten Autors (1879, S. 5) oft beträchtliche Dicke, z. B. bei Poa nemoralis, wo sie die radiale Tiefe des Aufzellen-Lumens um das dreifache an Ausdehnung übertreffen.

6. Schichtungen sind nur deutlich an der Aussenwand zu erkennen. Diese ist in eine periphere Schleimschicht und eine innere verholzte Lamelle differenziert. Die Radialwände und die inneren Tangentialwände sind verholzt. (Bodenwurzeln von Monstera deliciosa, Acorus Calamus.) An der Aussenwand junger Wurzelhautzellen der Bodenwurzeln von Monstera deliciosa lässt sich eine innere relativ dünne Lamelle (Taf. I, Fig. 9 il) erkennen, welche eine direkte Fortsetzung der Radialwände zu bilden scheint und wie diese frühzeitig verholzt. Über dieser zarten Lamelle der Aussenwand verläuft eine hyaline, nach aussen nicht scharf begrenzte Schicht von wechselnder Dicke, die von zarten Fortsätzen der ohne weiteres nicht erkennbaren Mittellamellen der Radialwände durchquert wird (Taf. I, Fig. 9 sl). Die betreffende Membranschicht besteht anscheinend aus einem leicht verschleimenden Kohlehydrat, welches mit Chlorzinkjod, Phloroglucin-Salzsäure, Sudanglycerin, Kalilauge ungefärbt bleibt, mit Chlorcalciumjod schwach bräunlichgelb wird. In konzentrierter Schwefelsäure bleibt die Schleimschicht als ganz hyaline Lamelle eine Zeitlang erhalten, in Kalilauge quillt sie und wird völlig durchscheinend. Ältere, etwa 10 cm hinter der Wurzelspitze liegende Zellen der Wurzelhaut besitzen die beschriebene Schleimschicht nicht mehr, sondern ihre Aussenwand besteht allein aus der dünnen, verholzten Lamelle (Taf. I, Fig. 12 ep).

Die periphere Schleimschicht der Aufzellen von Acorus Calamus ist an Wasserwurzeln nur an Zellen von geringem Spitzenabstand zu beobachten. Aufzellen, die weiter als 3 oder 4 cm von der Spitze entfernt sind, besitzen die Schleimlamelle nicht mehr.

7. Die Primärlamellen der Aufzellen sind verholzt, die Sekundär-

[1]) Weitere Angaben über Schleimschichten der Wurzelhäute finden sich in der Arbeit von Went (1894).

lamellen bestehen aus Cellulose. (Iris sibirica.) Die primäre Lamelle (Taf. III, Fig. 48 al.) ist bei Iris sibirica etwa 1—1,5 μ dick; sie bildet an der Innenwand und an den Radialwänden die Mittellamelle, an der Aussenwand eine sich in gleicher Dicke über die Wurzelhaare fortsetzende periphere Lamelle. Die sekundäre Lamelle (Taf. III, Fig. 48 il.) ist etwa 2—3 μ dick und biegt ebenfalls in die Wurzelhaare ein.

8. Primär- und Sekundärlamellen der Aufzellen sind verholzt. (Eucharis grandiflora, Vincetoxicum officinale. Vallota purpurea, Lycoris radiata, Crinum giganteum, Haemanthus Lindeni.) Bei Eucharis grandiflora sind die beiden Lamellen an allen Wänden leicht zu sehen (Taf. III, Fig. 55 ep.), bei Vincetoxicum sind sie nur an der Aussenwand ohne weiteres sichtbar. Die sekundären Lamellen scheinen bei Vincetoxicum stärker verholzt zu sein als die primäre.

9. Die Primärlamellen sind nicht verholzt oder kutisiert, bestehen aber aus Stoffen, die sich mit Chlorzinkjod bräunen; die Sekundärlamellen sind ringsum kutisiert. (Arundinaria japonica, Caladium hybridum.)

Bei Caladium hybridum lassen sich an den Membranen ohne weiteres lamelläre Schichtungen nicht erkennen; in konzentrierter Chromsäure werden jedoch die zarten Wände in primäre und sekundäre Lamellen gespalten, von denen die ersteren leicht, die letzteren sehr schwer durch Chromsäure gelöst werden. Bei Arundinaria japonica sind an der Aussenwand die beiden Lamellen leicht zu erkennen, wenn man mit Chlorzinkjod färbt. Die innere Lamelle ist bei älteren Zellen relativ stark kutisiert; ausserdem scheinen die an der Innenwand liegenden Zwickel der Radialwände kutisiert zu sein[1]).

10. Die peripheren Lamellen der Aussenwand sind kutisiert, die farblose Innenlamelle der Aussenwand, die Radialwände und die Tangentialwände färben sich mit Chlorzinkjod gelbbraun, ohne verholzt oder kutisiert zu sein. (Allium Cepa Wasserwurzeln).

11. Die Primärlamellen sind farblos oder sie sind bräunlich bis braunschwarz gefärbt und bestehen aus einer eigenartigen Kohlehydratgrundlage, welche mit färbenden Schutzstoffen infiltriert ist. Die Sekundärlamelle besteht wenigstens im Jugendstadium aus Kohlehydraten; mit zunehmendem Alter kann sie einen ähnlichen Charakter erhalten wie die Primärlamelle. (Iris germanica, Adonis vernalis, Clematis recta [Taf. II, Fig. 44 ep.], Actaea spicata, Trapa natans.)

Bei Iris germanica sind die Aufzellwände im Prinzip ebenso gebaut wie bei Iris sibirica (siehe Typus 7), nur sind die einzelnen Lamellen bedeutend dünner. Die Primärlamelle färbt sich mit Jodjodkalium, auch mit Chlorzinkjod braungelb und bleibt in Schwefelsäure längere Zeit als zartes bräunliches Häutchen erhalten, gibt aber weder Holz- noch Korkreaktion.

Bei jüngeren Aufzellen von Helleborus niger sind Schichtungen deutlich nur an den Aussenwänden zu sehen. Peripher liegt an den letzteren eine bräunliche Lamelle (Taf. III, Fig. 49 al.), welche auch über die Wurzelhaare fortläuft, in Schwefelsäure unlöslich ist, durch Erhitzen mit Kalilauge sowohl wie durch Maceration mit Eau de Javelle farblos wird und Holz- oder Korkreaktionen nicht gibt. Die Innenlamelle der Aussenwand wird durch Chlorzinkjod in ihren äussersten Teilen (Taf. III,

[1]) Im Anschluss wäre zu erwähnen der Membranbau der Aufzellen von Taxus baccata, deren Wände sowohl Holz- wie Korkreaktion geben. Es ist wahrscheinlich, dass die Primärlamellen stark verholzt, die Sekundärlamellen stark kutisiert sind. Holz- und Korkreaktionen zugleich geben auch die Aufzellwände von Phoenix dactylifera.

Fig. 49 a.il.) gebräunt, in ihren inneren Schichten (Taf. III, Fig. 49 i.il.) rein blau gefärbt. Die Radialwände und die Innenwände jüngerer Zellen geben Cellulosereaktion mit Ausnahme der an der Innenwand liegenden Zwickel der Mittellamellen der Radialwände. Mit zunehmendem Alter gehen die Aufzellen von Helleborus in Metadermbildung über [1].

An den Aufzellen der Schlammwurzeln von Trapa natans sind die primären Lamellen und meist auch die Sekundärlamellen, welche anfänglich Cellulosereaction geben, mit braunschwarzen Substanzen imprägniert (Taf. III, Fig. 60 ep.). Durch Salzsäure, Schwefelsäure, am leichtesten durch Eau de Javelle lassen sich die Lamellen entfärben.

12. Wände aus drei verschiedenen Lamellen kommen bei den Aufzellen von Elodea canadensis und Hydrocharis Morsus Ranae vor. Junge, nur wenige cm von der Wurzelspitze entfernt liegende Aufzellen von Elodea canadensis besitzen ca. 2,5 μ dicke Aussenwände und nur ca. 0,3—0,4 μ dicke Radialwände und ebenso zarte Innenwände. Die beiden letztgenannten Membranen lassen Schichtungen nicht erkennen und färben sich mit Chlorzinkjod blau. Die Aussenwände sind dagegen in die nachstehend genannten Lamellen differenziert. An der Aussenseite liegt eine 0,27—0,3 μ dicke, relativ stark lichtbrechende Lamelle (Taf. I, Fig. 8 al.), welche über alle Zellen hinweggreift, ohne in die Radialwände einzubiegen, und sich scharf abhebt von einer tiefer liegenden, mehr hyalinen Lamelle von etwa 2 μ Dicke (Taf. I, Fig. 8 a.il.) Nach innen zu grenzt die letztere an eine ohne Anwendung von Reagentien schwer sichtbare Lamelle, die nur 0,2 μ dick ist und sich über die Radialwände und Innenwände fortsetzt (Taf. I, Fig. 8 i.il.). Die periphere Lamelle hat Nikolai (1865, S. 42) als Kutikula bezeichnet. Von einer solchen unterscheidet sich aber die betreffende Lamelle sehr wesentlich. Sie färbt sich mit Chlorzinkjod hellbräunlich, mit schwach erwärmter Kalilauge höchstens ganz schwach gelblich: nach etwas längerer Einwirkung von warmer Kalilauge wird sie hyalin, bleibt aber als Lamelle erhalten (ohne Seifen zu bilden). Wird sie nach etwa drei Minuten langer Einwirkung von Eau de Javelle mit Chlorzinkjod behandelt, so bleibt sie farblos und wird nur sehr selten noch schwach hellgelblich gefärbt. Mit Sudanglycerin färbt sie sich in der Kälte und beim vorsichtigen Erwärmen ganz schwach rot. Von konzentrierter Schwefelsäure wird sie allein von der ganzen Aussenwand nicht gelöst. In konzentrierter Chromsäurelösung erscheint sie zunächst dunkel und in viele Falten zerknittert, weil die direkt unter ihr liegende Membranschicht in Chromsäure stärker wie sie anquillt. Nach wenige Minuten langer Einwirkung löst sie sich mit der letztgenannten Lamelle gleichzeitig, noch bevor die innerste Celluloselamelle verschwindet. Mit Phloroglucin-Salzsäure oder Anilinhydrochlorat verändert sich die Aussenlamelle nicht. Sie scheint nach diesen Reaktionen im wesentlichen aus Kohlehydraten zu bestehen und enthält möglicherweise eine sehr kleine Menge eines fettartigen Körpers eingelagert.

Die unter der Aussenlamelle liegende Schicht der Aussenwand färbt sich mit Chlorzinkjod schwach blau, die zarte Innenlamelle rein blau (Taf. I, Fig. 8 a.il. und i.il.) Ganz ähnlich wie bei Elodea canadensis ist die etwa 1 μ dicke Aussenwand der Aufzellen von Hydrocharis Morsus Ranae gebaut. An der Aussenseite ist hier ebenfalls eine äusserst zarte Lamelle zu beobachten, die kontinuierlich über alle Zellen hinwegläuft und ganz ähnliche Reaktionen gibt wie die Aussenlamelle der Aufzellen von Elodea, in Chromsäure aber ohne weiteres löslich ist und sich mit Sudan überhaupt nicht färbt.

[1]) Siehe Kapitel IV D.

Aus der vorstehenden Beschreibung ist ersichtlich, dass ich nirgends eine echte Kutikula an der Aussenwand der Aufzellen gefunden habe. Ich musste mich nach diesem Ergebnis fragen, ob nicht ganz allgemein bei der Wurzelhaut die Ausbildung einer Kutikula unterbleibt. In der Literatur finden sich folgende Ansichten und Angaben: Frank (1892, S. 151) sagt „eine scharf ausgeprägte Kutikula besitzen die Zellen der Wurzelepidermis nicht". Jörgensen (1879, S. 158) bemerkt, dass den Aufzellen von Puya spec. die Kutikula fehlt und Klinge (1879, S. 15) beschreibt als periphere Aussenlamelle der Gramineen- und Cyperaceen-Aufzellen nur die schon erwähnte Schleimschicht. Auch Frank-Schwarz (1885, S. 42) scheint anzunehmen, dass die Wurzelhaut der meisten Bodenwurzeln an Stelle einer Kutikula eine Schleimschicht ausbildet. v. Höhnel (1877, S. 647), Juel (1884, S. 6), Haberlandt (1896, S. 187), Wiesner (1898, S. 108) erwähnen bei der Besprechung der Wurzelhaut nichts von einer Kutikula. Dagegen bestehen andere Angaben, in denen mit aller Bestimmtheit das Vorhandensein einer Kutikula der Wurzel behauptet wird. Schacht (1856, S. 269), de Bary (1877, S. 79), Sachs (1874, S. 100), Schwendener (1882, S. 190) geben bei der Beschreibung des Epiblems an, dass dieses eine Kutikula besitze. Olivier (1880, S. 24) behauptet sogar, dass die Kutikula der Wurzel mit der der Achsen völlig übereinstimme und zuweilen beträchtliche Dicke erreiche. Einzelne Autoren nennen bestimmte Pflanzen, bei denen sie eine Wurzel-Kutikula gefunden haben wollen. Hierher gehört die schon besprochene Angabe Nikolais (1865, S. 42) über die Kutikula der Wurzeln von Elodea canadensis, ferner die Angabe Janczewskys (1874, S. 175, 176, 190), dass die jugendliche Wurzelhaut von Hordeum vulgare, Zea Mais und Taxus baccata eine Kutikula besitze, welche bei den genannten Gramineen eine beträchtliche Dicke erreiche. Nach Olivier (1880, S. 25, 106, 125, 226) findet sich an den Nebenwurzeln von Tornelia, Raphidophora, Monstera, Philodendron, Viburnum Opulus, Clusia Liboniana, Ruyschia souroubea eine dicke, bei einigen der genannten Pflanzen braune Kutikula. Nach Marié (1885, S. 66) kommt eine deutliche Kutikula an den Wurzeln von Callianthemum rutaefolium vor; nach Frank-Schwarz (1885, S. 142) sind die oberirdischen Zonen der Stützwurzeln von Zea Mais mit einer Kutikula versehen. Zur Klarstellung der Sachlage habe ich die Wurzelhaut einiger hierher gehöriger Pflanzen selbst untersucht. Bezüglich der Aussenlamelle von Elodea canadensis, welche Nikolai als Kutikula angesehen hat, verweise ich auf das Seite 18 Gesagte. Es ist ohne weiteres ersichtlich, dass es sich in diesem Falle um eine typische Kutikula nicht handelt. Janczewsky (l. c.) hat, wie aus seiner Fig. 4, Taf. 14 und dem Seite 16 von mir Gesagten hervorgeht, die dicken Scheidewände, welche die embryonalen Aufzellen verschiedener Gramineen von den älteren Zellen der Wurzelhaube trennen, fälschlich als Kutikula bezeichnet. Die Aufzellen von Taxus baccata, denen Janczewsky (1874, S. 190) eine Kutikula zuschreibt, besitzen nach meinen Beobachtungen an der Aussenseite der doppelschichtigen äusseren Tangentialwand eine feine Lamelle, welche durch kleine kompakte Zwickel mit feinen Mittellamellen der Radialwände in Verbindung steht und sich auch über die Wurzelhaare fortsetzt. Sie ist aussen mit kleinen Warzen und Höckern dicht besetzt, die übrigens schon Frank-Schwarz (1885, S. 178) gesehen hat, rötet sich besonders an den kleinen Erhöhungen intensiv mit Phoroglucin-Salzsäure, wird aber von Sudanglycerin nur gelblich gefärbt, während die Innenlamelle der Wand damit meist stark rot wird. Die periphere Lamelle der Aussenwand ist also auch hier keine aus Kutin bestehende Kutikula. Von den durch Olivier genannten Pflanzen habe ich Monstera deliciosa untersucht, besonders deswegen, weil sich Olivier (1880, Fig. 44, Taf. 5) auf eine — schematische — Zeichnung von Monstera repens (?) beruft. Wie schon Seite 16 gesagt wurde, bestehen die Aussenwände der Wurzelhaut bei Monstera aus

einer peripheren Schleimlamelle und einer inneren verholzten Lamelle. Olivier (l. c.) hat höchstwahrscheinlich bei Monstera und den übrigen Seite 19 genannten Pflanzen die peripheren (nicht aus Kutin bestehenden) Lamellen der Wurzelhaut als Kutikula angesehen, vielleicht hierzu verleitet durch die an dieser Lamelle öfters eintretende Braunfärbung, auf die er im Text wiederholt hinweist. Eine ähnliche Verwechslung mag auch bei Marié (l. c.) unterlaufen sein, als er den Wurzeln von Callianthemum rataefolium eine Kutikula zuschrieb. Diese Vermutung ist deswegen nicht unbegründet, weil Olivier und Marié sehr unzureichende Korkreagentien gebrauchten.

Auch die Seite 19 angeführte Angabe von Frank-Schwarz, nach welcher die oberirdischen Regionen der Stützwurzeln von Zea Mais eine echte Kutikula ausbilden, kann ich nicht bestätigen. Ich untersuchte in verschiedenen Jahren jüngere und ältere Stützwurzeln. Die oberirdischen Regionen älterer Wurzeln hatten die Wurzelhaut stets abgeworfen und waren nach aussen begrenzt durch die Interkutis [1]). Die jüngeren Stützwurzeln, welche den Boden mit ihrer Spitze noch nicht erreicht hatten, waren in ihrer ganzen Länge von einer Schleimhülle umgeben, in welcher Zellreste der Wurzelhaube und der Wurzelhaut verteilt waren. Nur noch hin und wieder war die Wurzelhaut stückweise erhalten, aber auch dann mit einer Schleimschicht, und nicht mit einer Kutikula überzogen.

Bezüglich der zu Haaren ausgewachsenen Stellen der Wurzelhaut glaubte man schon bisher ziemlich allgemein, dass an ihnen eine Kutikula nicht zur Ausbildung gelangt, wie die Angaben v. Höhnels (1877, S. 647), Gérards (1880, S. 291) und von Frank-Schwarz (1885, S. 142) zeigen. Ich weise schon an dieser Stelle darauf hin, dass sich die glatte gewöhnliche Aussenwand der Aufzellen überhaupt von den ausgestülpten Wandpartien kaum unterscheidet.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich, dass bis heute kein Fall bekannt ist, in welchem sicher eine echte Kutikula an einer normalen Wurzelhaut nachgewiesen wurde, und es erscheint deshalb auf Grund meiner eigenen Beobachtungen die Annahme gerechtfertigt, dass die Wurzelhaut ganz allgemein die Ausbildung einer Kutikula, d. h. also einer im wesentlichen nur aus Kutin bestehenden Lamelle unterlässt.

Wenden wir uns nunmehr zur Besprechung der Architektur der Aufzellenwände, so ist zunächst hervorzuheben, dass Aufzellen mit nur 0,27—0,5 μ dicken Wänden Tüpfel in der Regel nicht auszubilden scheinen. Von den untersuchten Pflanzen mit Aufzellwänden von der genannten Dicke ist Tropaeolum Majus die einzige, bei welcher ich Tüpfel in den Aufzellwänden nachweisen konnte. Die Tüpfel liegen hier an den tangentialen Innenwänden (Taf. I, Fig. 4 t.). Häufiger beobachtete ich Tüpfelbildungen an den dickwandigeren Aufzellen. Bei Iris germanica und Iris sibirica besitzen die radialen Längs- und Querwände, ebenso die tangentialen Innenwände kleine elliptische Tüpfel in beschränkter Zahl. Bei Eucharis grandiflora, Vallota purpurea, Crinum giganteum sind die Querwände mit kleinen spaltenförmigen Tüpfeln in relativ grosser, die radialen Längswände mit grösseren ovalen Tüpfeln in relativ geringerer Zahl besetzt (Taf. I, Fig. 17, 18 t. Taf. III, Fig. 55, 65 t.). Auch bei Helleborus niger sind die kleinen elliptischen Tüpfel auf den Querwänden besonders häufig. Kleine schmale Tüpfel finden sich an den Aufzellwänden von Lycoris radiata, runde oder ovale in ziemlich hoher Anzahl bei Asparagus Sprengeri. Bei Hemerocallis fulva ist die tangentiale Innenwand besonders an den Zellen getüpfelt, welche eine Interkutis-Kurzzelle [2]) bedecken. Bei Phragmites, Arundinaria japonica, Hydrocharis Morsus Ranae sind Tüpfel reichlich

[1]) Siehe Kapitel IV B.
[2]) Siehe Kapitel IV 2.

an der Hinterwand (d. h. an der an die Hypodermis angrenzenden Wand) der zu Haaren ausgewachsenen kürzeren Zellen (Taf. I, Fig. 1 5t, 13 hz.), bei Phragmites daneben auch in geringerer Zahl an der Innenwand der gewöhnlichen Aufzellen zu finden.

Bei Hemerocallis fulva sind die tangentialen Innenwände und die Querwände nicht glatt, sondern mit dichtstehenden, in das Zellumen emporragenden, körnchenartigen Emergenzen versehen (Taf. II, Fig. 46 k.); diese letzteren sind in geringerer Zahl und geringerer Grösse auch an den radialen Längswänden aufzufinden. Sie scheinen einfache Emergenzen der Membran zu sein, röten sich aber anscheinend nicht so intensiv wie die Grundsubstanz der Wand mit Phloroglucin-Salzsäure. Die an der Aussenseite der Aufzellen liegenden warzenartigen Erhöhungen der Membran bei Taxus baccata sind auf Seite 19 schon erwähnt.

Bekanntermassen können die Aufzellen zu Haaren auswachsen. Die Faktoren, welche die Wurzelhaarbildung regulieren, sind von Frank-Schwarz (1885, S. 148) studiert worden. Nach seinen Beobachtungen gehört zu denselben ein bestimmter Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung. Übersteigt der letztere eine gewisse Höhe, dann wird die Fähigkeit der Haarbildung geschwächt und bei zunehmender Feuchtigkeit ganz unterdrückt. In Wasser bilden nur wenige Pflanzen normale Wurzelhaare. Zu den ersteren gehören ausser den von Frank-Schwarz (1885, S. 151) genannten auch Tradescantia virginica und Polygonum Sieboldtianum, welche nach meinen Beobachtungen in 0,2-proc. Knopscher Nährlösung noch relativ lange, normale Haare erzeugen.

Die Bildung des Wurzelhaares erfolgt in der Weise, dass sich die Aussenwand der Aufzelle an einer eng umgrenzten Stelle zu einem Schlauch ausstülpt. Diese Stelle liegt bekanntermassen öfters in unmittelbarer Nähe der der Wurzelspitze zugekehrten Querwand, so z. B. bei Drosophyllum lusitanicum und Polygonum Sieboldtianum. Bei einzelnen Pflanzen, vorwiegend solchen feuchter Standorte, kommt die Fähigkeit der Wurzelhaarbildung bekanntlich nur bestimmten Zellen zu, die schon am Vegetationspunkt präformiert sind und sich hier zuweilen durch besondere Grösse und Plasmareichtum vor den benachbarten Zellen auszeichnen (Taf. III, Fig. 52 hz.). Kny (1878, S. 48) beobachtete diese Verhältnisse an den Vegetationskegeln der Wurzeln von Hydrocharis Morsus Ranae, Hydromistria stolonifera und Stratiotes aloides. Mit dem Älterwerden der Wurzelhaut wird das Grössenverhältnis zwischen Haarzellen und den gewöhnlichen Aufzellen das umgekehrte, wenigstens beobachtete ich dies an den Wurzeln von Hydrocharis Morsus Ranae. Hier sind die Haarzellen der älteren Wurzelregionen bedeutend kleiner wie die gewöhnlichen Aufzellen. Frank-Schwarz (1885, S. 117) gibt für die Wurzelhaut von Nuphar luteum, Sagittaria sagittaefolia, Elodea canadensis an, dass in den Fällen, wo die zur Haarbildung präformierten Zellen nicht zu Haaren auswachsen, der anfängliche Grössenunterschied zwischen den genannten Zellen und den gewöhnlichen Aufzellen nach und nach verschwindet. Nach meinen Beobachtungen finden solche Verschiebungen bei den Wasserwurzeln von Phragmites communis nicht statt, sondern es sind hier auch in den langen, unbehaarten Wurzelzonen kürzere Aufzellen, welche normal zur Haarbildung bestimmt sind, und längere Aufzellen zu unterscheiden.

In einzelnen Fällen liegen die kurzen Haarzellen auch über auffallend kurzen, von den benachbarten Zellen in der Form abweichenden hypodermen Zellen. Es kommt dies vor bei Hydrocharis Morsus Ranae (Taf. I, Fig. 13 hz.) und nach Sauvageau (1889[III], S. 171) auch bei Zostera marina; hier sind die kleineren, unter den Haarzellen liegenden Hypodermzellen noch durch relativ grossen Plasmareichtum ausgezeichnet.

Die Haarzellen sind bekanntlich kürzer als die übrigen Aufzellen bei Elodea canadensis,

Nuphar luteum, Sagittaria sagittaefolia (Frank-Schwarz, 1885, S. 177), Alisma ranunculoides, Alisma Plantago, Triglochin maritimum, Trianea bogotensis (nach Juel, 1884, S. 6), Marcgravia paradoxa (nach Keller 1889, S. 20), Najas major (nach Sauvageau 1889[I], S. 5), ferner nach meinen persönlichen Beobachtungen auch bei den Wasserwurzeln von Phragmites communis und bei Arundinaria japonica. Angaben von Sauvageau (1889[II], S. 169) machen es wahrscheinlich, dass auch bei Potamogetonarten die Haarzellen kleiner sind wie die gewöhnlichen Aufzellen.

Die Fusszellen der Haare von Hydrocharis Morsus Ranae, Stratiotes aloides, Najas major sind in radialer Richtung tiefer als die ihnen benachbarten Aufzellen und im inneren Teile breiter als im äusseren. Bei Arundinaria japonica dagegen verengen sich die Ursprungszellen der Haare nach innen zu (Taf. III, Fig. 64 hz.). Nach Sauvageau (1889[III], S. 170) sind die Wände der Haarzellen von Zostera marina bedeutend dicker, wie die Wände der haarlosen Aufzellen. Ich selbst beobachtete, dass bei Wasserwurzeln von Phragmites communis, welche die Haarbildung zum Teil unterdrücken, die nicht zu Haaren ausgewachsenen, sehr plasmareichen Kurzzellen der Wurzelhaut mit dicken, geschichteten Aussenwänden versehen sind. Die tangentialen Innenwände der Ursprungszellen der Haare sind bei Phragmites communis, Arundinaria japonica und Hydrocharis Morsus Ranae, wie schon Seite 20 erwähnt wurde, mit kleinen Tüpfeln versehen (Taf. I, Fig. 13 hz.). An der Innenwand der Haarzellen von Stratiotes aloides fand Kny (1878, S. 48) eigentümliche korallenartig verzweigte Stäbchen, welche sich als Auswüchse der Membran darstellten und sich wie diese mit Chlorzinkjod blaufärbten. Ähnliche Gebilde, wie wir sie in den Haaren jeder Wurzel von Stratiotes aloides finden (Taf. I, Fig. 19 st.), beobachtete ich an der Innenwand der Haarzellen von Elodea canadensis. Bezüglich der Morphologie des Wurzelhaares verweise ich auf die Arbeit von Frank-Schwarz (1885, S. 135); ich habe nach dieser Richtung wenig zu bemerken. Nach Frank-Schwarz (1885, S. 178) ist die gewöhnliche Form der Wurzelhaare die eines geraden Schlauches, „der senkrecht auf die Längsachse der Wurzel weiterwächst.“ Die ausserdem vorkommenden geknickten, torsionsartig gekrümmten, blasig aufgetriebenen und verzweigten Haarformen werden nach Versuchen von Frank-Schwarz (1885, S. 178 u. f.) durch besondere äussere Einflüsse bedingt. Verzweigungen der Haare sollen nach Frank-Schwarz (1885, S. 183) besonders durch den Wechsel des Mediums hervorgerufen werden, wie er vorliegt, wenn Wurzelhaare, die in feuchter Luft gewachsen sind, in Wasser oder Salzlösungen übertragen werden. Die an Bodenwurzeln öfters sich findenden verzweigten Haare sind nach Frank-Schwarz (1885, S. 184) infolge ähnlicher Feuchtigkeitsdifferenzen, wie sie bei seinen Versuchen vorlagen, entstanden zu denken. Die Fähigkeit, verzweigte Wurzelhaare zu bilden, kommt nach Frank-Schwarz (1885, S. 184) jeder Pflanze zu, ist aber bei einzelnen Pflanzen besonders stark ausgeprägt. Zu den letzteren dürften unter anderem zu rechnen sein bekanntlich die Brassica-Arten (Brassica Napus, Brasica Rapa) und ferner Saxifraga sarmentosa (nach Olivier 1880, S. 28), Hedychium Gardnerianum und Hydrosme Rivieri. Als interessante Abweichungen von den gewöhnlichen Wurzelhaarformen, welche bekanntlich einfache Ausstülpungen der Aufzellenaussenwände vorstellen, sind die mehrzelligen zottenähnlichen Gebilde anzusehen, welche nach Jörgensen (1880, S. 144 und 1879, S. 151) bei Musa und verschiedenen Bromeliaceen an den Wurzelzonen vorkommen, welche sich innerhalb des Wurzelmutterorgans befinden.

Von den Membranen der Wurzelhaare sagt Frank-Schwarz (1885, S. 142): „Die Membran des Wurzelhaares besteht aus zwei Teilen, einer inneren scharf abgegrenzten, bestimmt konturierten Schicht, die sich mit Chlorzinkjod meist blau färbt, und einer äusseren, im ungefärbten Zustande schwer zu unterscheidenden veränderlichen Schleimlage. Dieselbe färbt sich mit Chlorzinkjod

gelblichbraun"; und ferner (S. 144): „Die Dicke derselben (der Wurzelhaarwände) schwankt bei den von mir untersuchten Pflanzen zwischen 0,0006 und 0,0010 mm, und nur bei den Haaren der Luftwurzeln war sie um ein geringes stärker (bis zu 0,0012)". Meine Beobachtungen haben nun gezeigt, dass im allgemeinen die Wand der Wurzelhaare, also die ausgestülpte Partie der Aufzellenaussenwand genau so gebaut ist wie der übrige glatte Teil der Aussenwand. Die Übereinstimmung im Bau geht so weit, dass die Lamellen der Aussenwand sich in gleicher Dicke und in gleicher stofflicher Zusammensetzung in der Membran der Wurzelhaare fortsetzen. Deshalb sind auch die Wurzelhaarwände im allgemeinen ebenso dick wie die glatten Partien der Aussenwände und nur an der Spitze des Haares in der bekannten Weise kappenförmig verdickt. Die Dicke der Wurzelhaarmembranen schwankte bei den von mir untersuchten Pflanzen zwischen 0,00027 mm (Hedychium Gardnerianum) und 0,004 mm (Iris sibirica). Die Zellhautmodifikationen, die ich für die gewöhnlichen Aufzellwände beschrieben habe, kommen nach dem oben Gesagten auch bei den Wurzelhaarwänden vor. So fand ich Schleimlamellen, Celluloselamellen, verholzte und mit Schutzstoffen unbekannter Natur imprägnierte Lamellen bei den Wurzelhaaren der auf S. 14—18 genannten Pflanzen in derselben Verteilung und Anordnung, wie sie den gewöhnlichen Aussenwänden der Aufzellen eigen ist; auch schwach kutisierte Aussenlamellen sah ich z. B. an den Wurzelhaaren von Hydrosme Rivieri. An den Membranen der Haare der mit sehr schwach kutisierter Aussenwand versehenen Aufzellen von Ricinus communis, Geranium rotundifolium und Galeopsis ochroleuca konnte ich dagegen mit Sicherheit eine Kutisierung nicht nachweisen.

Die Protoplasten der Aufzellen sind, soweit meine Beobachtungen reichen, normal. Nach Haberlandt (1896, S. 187), sind die Aufzellen meist plasmareich. Ich fand jedoch in den von mir untersuchten Zellen nur einen relativ zarten wandständigen Cytoplasmaschlauch, der sich in das Wurzelhaar fortsetzt und hier fast auf der ganzen Länge des Haares meist ebenfalls aus einem wandständigen zarten Belag besteht. In dem der Spitze des Haares genäherten Teil fand ich öfters eine Plasmaanhäufung mit kleineren Vakuolen. Nur die zur Haarbildung bestimmten Kurzzellen von Phragmites, Hydrocharis Morsus Ranae u. a. enthalten relativ mehr Cytoplasma wie die ihnen benachbarten Langzellen der Wurzelhaut. Mit zunehmendem Alter der Aufzelle stirbt der Protoplast; doch ist mit dem Tode des letzteren nicht immer gleichzeitig die Desorganisation der Zellwand verbunden. Diese bleibt oft mit der Wand der Wurzelhaare noch längere oder kürzere Zeit erhalten.

Die toten Aufzellen sind entweder kollabiert, oder sie behalten ihre äussere Gestalt bei; das letztere namentlich dann, wenn die Membranen verholzt oder kutisiert und relativ dick sind. Mitunter dienen die toten Zellen zur Aufbewahrung von Sekreten; von solchen sind zu erwähnen Aggregate von feinen Kristallnadeln, wie sie bei Arundinaria japonica vorkommen, körnchenartige Sekrete, die sich mit Sudanglycerin schwach rot färben (Iris germanica) und bräunlich schwarze amorphe Massen (Comarum palustre). Oft bleiben die toten mit Haaren versehenen Aufzellen als Haftorgane in Tätigkeit, so z. B. bei den Stützwurzeln von Zea Mais.

Man wird oft von einem primären und einem sekundären Zustand der Aufzellen reden können. Im ersteren dienen diese vorzugsweise der Nährstoffaufnahme, im letzteren zum Schutze der Rinde und zur Befestigung der Wurzel im Boden. Der Übergang vom primären Zustand in den sekundären ist nach den vorliegenden Beobachtungen mit dem Verlust der Protoplasten verknüpft; es scheint aber, dass auch bei lebenden Aufzellen sekundäre Änderungen im Bau eintreten können. So metadermisieren z. B. die Aufzellen von Helleborus niger unter beträchtlicher Verdickung der gewöhnlichen Aussenwände und der Haarwandungen in älteren Zonen der Wurzeln, behalten

dabei aber ihre Protoplasten. Über den in Rede stehenden Prozess der Metadermbildung vergleiche man das unter Kapitel IV D. Gesagte.

C. Die Aufzellen-Gewebe.

1. Das Epiblem.

Der entwicklungsgeschichtliche Ursprung der normalen Wurzelhaut ist verschieden. Nach der Darstellung de Barys (1877, S. 10) kann man folgende Typen unterscheiden:

1. Die Initialen der Wurzelhaut überziehen den Vegetationskegel als eine einreihige, von den Initialen der übrigen Gewebe völlig unabhängige Schicht. Dieser Typus ist nur bei zwei Monocotyledonen, nämlich Hydrocharis Morsus Ranae und Pistia Stratiotes nachgewiesen worden.

2. Die Initialen der Wurzelhaut gehen zusammen mit den Initialen der Hypodermis und des Rindenparenchyms aus gemeinsamen Urinitialen hervor. Dieser Typus kommt bei den meisten Monocotyledonen vor.

3. Die Initialen der Wurzelhaut gehen mit den Initialen der Wurzelhaube aus gemeinsamen Urinitialen hervor (die Wurzelhaube entsteht durch Tangentialteilungen der Wurzelhaut).

4. Die Initialen der Wurzelhaut haben gemeinsame Urinitialen mit der Wurzelhaube, der Hypodermis und dem Rindenparenchym.

5. Am Vegetationspunkt ist eine embryonale Wurzelhaut nicht vorhanden. Die oberflächlich gelegenen Zellen fungieren an der Wurzelspitze als Wurzelhaubenzellen und bilden sich hinter dem Meristemkegel zu Aufzellen aus. Dieser Typus ist bei den Gymnospermen vertreten.

Die definitive Entwicklung erlangt das Epiblem schon in geringer Entfernung von der Wurzelhaube; so ist z. B. die Ausbildung der Membranen bei längeren Wurzeln gewöhnlich schon in einer Zone von 1 cm Spitzenabstand[1]) so weit vorgeschritten, dass bei ihnen Abweichungen vom Membranbau älterer Zellen kaum zu erkennen sind. Bekanntermassen finden sich im Epiblem nie Spaltöffnungen und auch Intercellularen sind bisher im normalen Epiblem nie oder nur dort beobachtet worden, wo Pneumathoden zur Ausbildung kommen. Bei Ananassa macrodontes, Hedychium Gardnerianum, Phoenix dactylifera, Wasserwurzeln von Phragmites kommen in der Wurzelhaut Lücken (Taf. I, Fig. 3 i.) vor, welche in horizontaler Richtung verlaufen und innen an die Hypodermis anstossen, ohne mit den Intercellularen der Rinde in Verbindung zu stehen. Die Lücken sind zunächst relativ klein und erlangen später die Breite einer Querwand, kurz bevor die Aufzellen von der Wurzel abfallen. Anscheinend treten diese Intercellularen in einigen Fällen auch erst kurz vor dem Degenerieren der Protoplasten auf.

Bezüglich der Gesetzmässigkeiten, welche über die haarbildenden Zellen der Wurzelhaut bekannt sind, verweise ich im allgemeinen auf die Arbeit von Frank-Schwarz (1885, S. 148). Wie dieser zeigte (1885, S. 155), ist die Anzahl der wurzelhaartragenden Zellen im Gewebe der Wurzelhaut unter anderem hauptsächlich abhängig von Feuchtigkeitsverhältnissen der Umgebung. Da diese bei Bodenpflanzen wechselnde sind, werden sich schwer konstante Zahlen für die Menge der Haarzellen, welche bei einer bestimmten Spezies im Boden gebildet werden, aufstellen lassen. Frank-Schwarz (1885, S. 139) hat die grösstmöglichste Zahl der Haarzellen berechnet, welche unter günstigsten Verhältnissen beim Wachstum der Wurzel in feuchter Luft im Gewebe der Wurzelhaut vorhanden sind.[2])

[1]) Als Spitzenabstand bezeichne ich stets die Entfernung einer beliebigen Wurzelregion von der Wurzelspitze.

[2]) Er fand die grösste Anzahl bei Zea Mais und zwar 425 auf 1 □mm Wurzeloberfläche.

Die nachstehenden Zahlen geben die Menge der Wurzelhaare an, die ich an normalen Bodenwurzeln gefunden habe. Auf einem Quadratmilimeter Wurzeloberfläche standen bei Iris germanica 120, Vallota purpurea 90, Lycoris radiata 96, Hydrosme Rivieri 165, Canna indica 250, Asparagus Sprengeri 520 Haare. Bei der Wurzelhaut einzelner Wasserpflanzen ist die Zahl der Haarzellen konstant, wahrscheinlich, weil das Medium, in welchem die Wurzeln leben, konstant bleibt. Hiermit mag es zusammenhängen, dass bei solchen Wurzeln bestimmte Zellen die Haarbildung übernommen haben, die in diesem Falle, wie wir weiter oben gesehen haben, erheblich kleiner sind wie die Nachbarzellen.

Bei einzelnen Wasserpflanzen finden sich zu Haaren ausgewachsene Aufzellen nur in den Zonen der Wurzelhaut, welche in Berührung mit dem Boden der Gewässer stehen. [Stratiotes aloides (Kny 1878, S. 48), Acorus Calamus, Cicuta virosa (Perseke, 1877, S. 38), Elodea canadensis, Nuphar (Frank-Schwarz, 1885, S. 161)]. Es ist interessant, dass nach Versuchen von Frank-Schwarz (1885, S. 161) die besprochene Haarbildung weder durch chemische, noch durch Kontakt-Reize ausgelöst zu werden scheint. Von den eben genannten Pflanzen besitzt Stratiotes aloides Haare von ganz aussergewöhnlicher Länge. Wahrscheinlich steht die Länge dieser Haare in Beziehung zu ihrer Funktion, die Wurzel in dem lockeren Boden des Standortes zu befestigen. Jedenfalls haften die älteren Wurzeln von Stratiotes aloides relativ fest im Schlamm und zeigen sich nach dem Herausziehen an der Haarzone dicht mit pflanzlichen Fragmenten (Detritus) verwachsen.

Die Wurzelhaarbildung kann auch auf Wurzeln von bestimmtem morphologischem Werte mehr oder weniger beschränkt sein. So beobachtete ich, dass normale Nebenwurzeln von Hemerocallis Wurzelhaare in grosser Zahl ausbilden, während die Nebenwurzelzweige dieser Pflanze fast gar keine Haare besitzen. Fast das umgekehrte Verhältnis bezüglich der Behaarung der Nebenwurzeln und Nebenwurzelzweige sah ich bei Vincetoxicum officinale. Nach Frank-Schwarz (1885, S. 166) sind bei Heleocharis palustris und Trianea bogotensis die „Hauptwurzeln“ (Nebenwurzeln?) unbehaart, die „Nebenwurzeln“ (Wurzelzweige?) behaart, bei Sagittaria sagittaefolia die stärkeren Nebenwurzeln unbehaart, die dünneren gleichzeitig erscheinenden behaart. Nach Angaben desselben Autors besitzen die „dicken Primärwurzeln“ (kontraktile Nebenwurzeln?) von Allium fistulosum (1885, S. 169) nur wenig Haare, „während die später und erst in einiger Tiefe auftretenden Nebenwurzeln (Nebenwurzelzweige?) zahlreiche Haare tragen“.

Im allgemeinen sollen nach Frank-Schwarz (1885, S. 168) bei den Knollen- und Zwiebelgewächsen der Liliaceen die im Herbst erzeugten Wurzeln haarlos, die Frühjahrswurzeln behaart sein. Frank-Schwarz (l. c.) führt die letztgenannte Erscheinung zurück auf vermehrten Wasserverbrauch der betreffenden Pflanzen im Frühjahr. Es dürfte von Interesse sein, bei allen genannten Pflanzen, welche Wurzelhaare nur an bestimmten Wurzeln tragen, auf den Bau der Wurzelhypodermen zu achten, weil das Auftreten der Haarzellen auch in Zusammenhang stehen könnte mit einer besonderen Hypodermstruktur. Gleichzeitig wäre zu untersuchen, ob die von Frank-Schwarz haarlos befundenen Wurzeln Kontraktionswurzeln, reine Leitungswurzeln (Saugwurzelträger) oder wirkliche Saugwurzeln sind.

Bezüglich der Lebensdauer der normalen Wurzelhaut ist, wie aus den Angaben auf Seite 23 hervorgeht, zu bemerken, dass die von Höhnel (1877, S. 647) und von Haberlandt (1896, S. 192) gegebene Darstellung, nach welcher die Wurzelhaut nach dem Erlöschen der Absorptionstätigkeit abgestossen wird, nicht allgemein Gültigkeit hat. Die Dauer des Epiblems ist, abgesehen von den besonderen Eigentümlichkeiten einer Spezies und den vom Medium ausgehenden Einflüssen abhängig

von dem morphologischen und dem anatomischen Charakter des jeweiligen Wurzelsystems, d. h. sie ist verschieden, je nachdem es sich um unverzweigte Wurzeln ohne Dickenwachstum, verzweigte Wurzeln mit Dickenwachstum, Wurzeln mit sehr schwachem Dickenwachstum oder Wurzeln mit ausgiebigem Dickenwachstum handelt.

Unverzweigte oder sehr wenig verzweigte Wurzeln ohne Dickenwachstum besitzt Calla palustris. Hier fand ich das Epiblem an jungen, 20—25 cm langen Wurzeln bis in eine 15 cm hinter der Wurzelspitze liegende Zone aus lebenden Zellen bestehend. Ähnlich scheint sich die Wurzelhaut bezüglich der Lebensdauer der Protoplasten an den Wasserwurzeln von Acorus Calamus und Menyanthes trifoliata zu verhalten; hier bleibt das Membrangerüst an den jüngeren von den jüngsten Internodien erzeugten Wurzeln bis zur Wurzelbasis erhalten; die an älteren Rhizomgliedern stehenden Wurzeln haben das Epiblem verloren und sind nach aussen durch die Hypodermis begrenzt.

An den normalen 20—25 cm langen Nebenwurzeln von Hemerocallis fulva beobachtete ich auf einer 10—15 cm langen Strecke lebende Aufzellen. Die weiter als 15 cm von der Spitze entfernt liegenden Aufzellen waren plasmafrei, kollabiert oder zum Teil völlig verloren gegangen. Die jüngeren Nebenwurzelzweige von Hemerocallis sind in ihrer ganzen Länge mit lebendem Epiblem bedeckt. Das Membrangerüst desselben fand ich auch an älteren Wurzelzweigen noch erhalten. Die Nebenwurzeln von Iris germanica sind in jüngeren Entwicklungsstadien unverzweigt, bilden aber nach einer gewissen Zeit eine reichliche Zahl von Zweigen. Während ich an den unverzweigten Wurzeln auf einer etwa 12 cm langen Strecke lebendes Epiblem beobachtete, fand ich an älteren verzweigten Wurzeln von Iris höchstens in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes noch plasmaführende Aufzellen. Die Zweige dieser Nebenwurzeln waren dagegen fast alle in ihrer ganzen Länge mit lebendem Epiblem versehen. Bei den jungen Nebenwurzeln von Canna indica, Musa Eusete, Caladium hybridum, Hydrosme Rivieri fand ich auf einer 10—15 cm langen Strecke sicher lebende Aufzellen; an älteren Wurzeln der genannten Pflanzen zeigt sich das Membrangerüst der Wurzelhaut erhalten, die Zone der lebenden Aufzellen aber auf die relativ kurze unverzweigte Nebenwurzelregion beschränkt. Dagegen sind die in grosser Zahl vorhandenen Nebenwurzelzweige bis zur Basis mit einer lebenden Wurzelhaut ausgestattet. Bei Zea Mais beobachtete ich die folgenden Verhältnisse: Etwa drei Wochen alte, 35—40 cm lange Hauptwurzeln hatten bis zur Basis ihre Wurzelhaut erhalten, doch waren lebende Protoplasten in den weiter als 25 cm von der Spitze entfernten Aufzellen mit Sicherheit nicht nachzuweisen. Ähnlich verhielt sich die Wurzelhaut der dünneren, von der jugendlichen Pflanze gebildeten Nebenwurzeln. Die dickeren Nebenwurzeln (Stützwurzeln) hatten im oberirdischen Teile die Wurzelhaut abgeworfen, im Boden aber noch an relativ alten Stellen das Membrangerüst der Wurzelhaut erhalten. Bei einer 37 cm langen Wurzel lagen die letzten leeren Aufzellen (und Haare) 27 cm hinter der Wurzelspitze.

2. Die mehrschichtige Aufzellen-Wurzelhaut.

An den Erdwurzeln von Asparagus Sprengeri, Crinum giganteum, Lycoris radiata, Vallota purpurea findet sich über einer typischen Endoderm-Hypodermis, welche bei Asparagus Sprengeri mehrschichtig, sonst einschichtig ist, eine Art der Wurzelhaut, die aus mehreren Schichten von Aufzellen zusammengesetzt ist. Diese mehrschichtige Aufzellen-Wurzelhaut entsteht bei Asparagus Sprengeri aus einer einschichtigen embryonalen Wurzelhaut durch tangentiale Zellteilungen, die schon unterhalb der Wurzelhaube beendet werden. Ebenso erfolgt die Bildung der Zellschichten bei

Lycoris radiata und Vallota purpurea. Die Angabe Juels (1884, S. 6), nach welcher bei Vallota purpurea nur die älteren Teile der Wurzel eine zweischichtige Wurzelhülle haben, kann ich nicht bestätigen.

Die Zahl der Aufzellenschichten beträgt bei den Nebenwurzeln von Lycoris und Vallota 2—3 (Taf. I, Fig. 17 aw.), bei den Nebenwurzeln von Crinum giganteum 3—4 (Taf. III, Fig. 66 aw.), den Nebenwurzeln von Asparagus Sprengeri 3, den Nebenwurzelzweigen der letztgenannten Pflanzen 3—5 (Taf. I, Fig. 6 aw., Taf. III, Fig. 61 aw.).

Die Membranen der in Frage stehenden Wurzelhäute sind schon bei der Allgemeinbesprechung der Aufzellen charakterisiert worden; hier sei darauf hingewiesen, dass die relativ dünnen Membranen sich im Bau den Velamenzellwänden nähern. Die Aufzellen der äussersten Schicht sind bei Asparagus Sprengeri etwas weniger gestreckt wie die Zellen der Innenschicht, weniger reichlich getüpfelt und entwickeln Wurzelhaare. Die jüngsten Haare stehen bei Vallota purpurea 0,5—0,7 cm, bei den Wurzeln von Asparagus und Lycoris 1 cm hinter der Wurzelspitze. Die Protoplasten gehen bei den mehrschichtigen Aufzellhäuten von Crinum giganteum, Lycoris, Vallota anscheinend sehr frühzeitig verloren, die Membranen jedoch bleiben ebensolange erhalten wie die Wurzel. Nach dem Verlust der Protoplasten erscheint das Membrangerüst bei Vallota und Lycoris meist zusammengedrückt und an den Aussenzellen verletzt. Bei Asparagus Sprengeri wird die Aussenschicht nach dem Tode der Protoplasten mitunter abgestossen. Von den genannten mehrschichtigen Aufzellhäuten ist die von Vallota purpurea schon von Juel (1884, S. 6) gesehen und als Wurzelhülle bezeichnet worden.

Die Bemerkung Pfitzers (1872, S. 39) über eine velamenähnliche Wurzelhaut an den Wurzeln von Crinum americanum ist wohl nur so auszulegen, dass er diesen Wurzeln ein Velamen zuschreibt. Lieraus (1888, S. 7) irrige Angabe über die angeblich mehrschichtige Wurzelhaut von Acorus Calamus erledigt sich durch den Hinweis auf die lange vor Lierau von Nikolai (1865, S. 67), v. Höhnel (1877, S. 644) und Zacharias (1879, S. 621) veröffentlichten Beobachtungen, die gezeigt haben, dass die peripheren Zellschichten der Wurzel dieser Pflanze aus einem normalen Epiblem und einer Kurzzellen-Interkutis[1]) bestehen.

D. Die Velamenzellen und das Velamen.

Die Morphologie der Velamenzellen und des Velamens ist durch wiederholte Untersuchungen der Orchideen- und Araceen-Luftwurzeln (Oudemanns 1861, Leitgeb 1864[I], S. 138, 1864[II], S. 275, 1865, S. 179, Meinecke 1894 S. 183, u. A.) so genau bekannt geworden, dass ich von einer erneuten ausführlichen Besprechung des Gegenstandes absehen kann. Ich will mich hier darauf beschränken, einige Angaben über die weniger bekannten Velamenzellen und Velamen einiger nicht zu Orchideen gehöriger Erdwurzeln zu machen.

Bezüglich des Entwicklungsganges der Erdwurzelvelamenzellen ist zu bemerken, dass die spezifische Architektur ihrer Membranen schon unter der Wurzelhaube angelegt wird und oberhalb derselben bald ihre endgültige Ausbildung findet. Ist letzteres erfolgt, so verschwinden die Protoplasten der Zellen. Die Wurzelregion, in welcher diese Resorption eintritt, hat bei Erdwurzeln von Crinum amabile einen Spitzenabstand von 1,5 cm, bei jungen und noch relativ kurzen Wurzeln von

[1]) Siehe Kapitel IV B 5.

Aspidistra elatior einen solchen von etwa 3 cm. Was die Form der Zellen anlangt, so sind diese bei Crinum amabile, Clivia nobilis und Agapanthus umbellatus bei meist annähernd hexagonaler und radial wenig gedehnter Querschnittsform (Taf. III, Fig. 58 vel.) gewöhnlich mehr oder minder in der Richtung der Wurzellängsachse gestreckt (Taf. III, Fig. 59 vel.) Auch bei Hymenocallis cariboea sind die Zellen auf dem tangentialen Längsschnitt gedehnt und dabei gewöhnlich sechsseitig; auf dem Querschnitt erscheinen sie hier aber vier- oder fünfseitig, dabei ebenfalls radial etwas gedehnt. Annähernd isodiametrisch oder nur sehr wenig im Sinne der Wurzel gedehnt sind die Velamenzellen bei Aspidistra elatior (Taf. III, Fig. 51 vel.). Bei Crinum amabile haben die Zellen verschiedene Grösse und zwar sind die der äussersten Schicht kürzer als die der tieferliegenden Zellreihen.

Die Wandstrukturen der Erdwurzelvelamenzellen sind die folgenden. Bei Crinum amabile und Agapanthus praecox sind die sonst glatten Velamenzellwände mit elliptischen Tüpfeln besetzt. Bei Crinum sind diese Tüpfel an den Längswänden relativ gross und hier quer zur Längsachse der Wand gestellt. Sie fehlen nur an der tangentialen Aussenwand der an der Aussenseite des Velamens liegenden Zellen; an der tangentialen Innenwand der innersten Velamenzellen sind sie schwächer angedeutet. Die Tüpfel der Querwände sind kleiner als die der Längswände, mehr spaltenförmig und im Verhältnis zur Wandfläche zahlreicher. Bei Clivia nobilis sind die Wände mit feinen Spiralleisten und elliptischen bis rundlichen Perforationen (Taf. III, Fig. 59) versehen. Wo die letzteren vorkommen, weichen die Leisten ellipsenförmig auseinander. Die Perforationen sind meist schon an Velamenzellen von 2 cm Spitzenabstand zu sehen; sie fehlen in der Aussenwand der äussersten und an der tangentialen Innenwand der innersten Velamenzellen. Die Velamenzellwände von Hymenocallis cariboea besitzen Netzfaserleisten, die schon Juel (1884, S. 6) gesehen und schon als „zarte spiralförmige Leisten“ beschrieben hat. Am kräftigsten ist das Netzwerk bei Hymenocallis an den radialen Längs- und Querwänden, schwächer an den tangentialen Innenwänden und kaum angedeutet an den Aussenwänden. In den zwischen den Netzleisten liegenden Partien der Wände sind kleinere rundliche bis elliptische Tüpfel angelegt, deren zarte Schliesshäute an den vertikalen Seitenwänden oft verletzt zu sein scheinen. Nur an den relativ dünnen Aussenwänden sind diese Tüpfel nicht zu sehen.

Die Velamenzellen der Erdwurzeln von Aspidistra sind mit eigentümlichen körnchen- oder stäbchenartigen Wand-Auflagerungen versehen (Taf. III, Fig. 50 und 51 k.). Bisher sind ähnliche Membranstrukturen nur für diejenigen Teile der Velamenzellen bekannt, welche über den Interkutis-Kurzzellen [1]) liegen. An diesen Stellen kommen nach Meinecke (1894, S. 191) ganz im allgemeinen besondere Strukturen vor. Eine öfter wiederkehrende Art der letzteren ist die der sog. Stab- oder Faserkörper (Meinecke 1894, S. 191). Dieselben variieren in Grösse und Gestalt. In der einfachsten Form bestehen sie aus einem Stäbchenwerk, welches in der Aufsicht das Aussehen „einer regelmässigen Punktierung“ annimmt, und nach Meinecke dadurch entsteht, dass sich über feinen Leisten „senkrecht äusserst dünne Stäbchen erheben“. Derartige Strukturen fand Meinecke bei Coelogyne fimbriata und Epidendrum tigrinum. Nach meinen Beobachtungen sind diese Bildungen bei Coelogyne flaccida und Coelogyne cristata in ihrem äusseren Aussehen ganz ähnlich den oben erwähnten Strukturen von Aspidistra elatior. Bei dieser Pflanze sind die in Rede stehenden Strukturen — die allerdings auch anderer Natur sein können als bei den genannten Orchideen — besonders stark

[1]) Siehe Kapitel IV B 2.

an der inneren Tangentialwand, in schwächerem Grade auf den radialen Längs- und Querwänden, in sehr geringem Masse auch auf den tangentialen Aussenwänden entwickelt. (Taf. III, Fig. 51 k.) Am kräftigsten sind diese anscheinend porösen Massen an den innersten, der Hypodermis aufliegenden Velamenzellen, während sie in den äusseren nach und nach so an Volumen abnehmen, dass sie in den oberflächlich gelegenen Zellen nur noch wenig hervortreten. Die Strukturen sind schon in Zellen von ganz geringem Spitzenabstand vorhanden; sie entstehen ohne vorherige Bildung eines Leistenwerks und sind stark verholzt. Sie bleiben beim Kochen mit Salpetersäure, konzentrierter Essigsäure, Schulzeschem Gemisch unverändert und werden anscheinend auch durch dreitägige Maceration in 30-proc. Salzsäure nicht verändert. Konzentrierte Schwefelsäure, Äther, Chloroform, Xylol bringen sie nach 24 Stunden nicht zur Lösung. Kalilauge, kalt oder warm angewendet, zeigt keine merkbare Einwirkung. Die mit kalter Kalilauge macerierten und nachher in Wasser gewaschenen Gebilde färben sich mit Jodjodkalium oder Chlorzinkjod braun. Konzentrierte Chromsäure löst nach längerer Zeit die Gebilde mit ihrer Membrangrundlage, während sie die Suberinlamellen der Interkutis,[1]) Hypodermis und Endodermis nicht löst. Nach 24-stündiger Maceration mit Eau de Javelle oder nach Kochen mit 10-proc. Kalilauge und darauffolgender wenigstündiger Maceration mit Eau de Javelle wird die Struktur der Masse undeutlich und diese wohl nur zum Teil gelöst. Die Membranen der so behandelten Zellen färben sich mit Chlorzinkjod blau und zeigen sich dabei mit vielen äusserst feinen tüpfelähnlichen Poren besetzt.

Meinecke (1894, S. 195) hält es für wahrscheinlich, dass die Stabkörper der Orchideenluftwurzeln verkorkt sind. Die hier beschriebenen Gebilde von Aspidistra sind als verholzt zu bezeichnen; verkorkt sind sie nicht, weil sie die Kali- und die Cerinsäurereaktion nicht geben.

Im allgemeinen ist über die chemische Zusammensetzung der Membranen der Erdwurzel-Velamenzellen zu bemerken, dass die Wände in allen Fällen, wie bei den Luftwurzel-Velamenzellen, die Reaktionen verholzter Membranen geben, Korkstoffe aber nicht enthalten. Die Angabe Oliviers, (1880, S. 25), dass bei Clivia die Velamenzellen der oberirdischen Wurzelpartieen verkorkt seien, ist unrichtig.

Die bei den Luftwurzel-Velamenzellen bekanntlich öfter auftretende Haarbildung kommt auch bei den Erdwurzel-Velamenzellen zustande. So besitzen Haare die äussersten Velamenzellen der Erdwurzeln von Agapanthus praecox, Aspidistra elatior und Clivia nobilis. Die Velamenhaare von Agapanthus praecox sind glattwandig, während diejenigen von Aspidistra die eigenartige Struktur der Velamenzellwände andeutungsweise erkennen lassen. Bei Clivia nobilis setzen sich meist einige Spiralleisten in die Wand der Haare fort.

Bei den genannten drei Pflanzen sind die Haare gewöhnlich nicht auf der gesamten Oberfläche einer Wurzel gleichmässig entwickelt, sondern es wechseln an den Wurzeln Haarzonen mit unbehaarten Zonen ab. Die Haare entstehen naturgemäss in unmittelbarer Nähe der Meristemzone der Wurzel. Bei Hymenocallis caribaea und Crinum amabile konnte ich Velamenhaare nicht auffinden. Die Erhaltungsdauer der Erdwurzel-Velamenzellen ist nach meinen Beobachtungen im allgemeinen eine lange. Die Angabe von Lierau (1888, S. 34), dass die velamenführenden Nebenwurzeln der Araceen beim Eindringen in den Boden ihr Velamen abwerfen, muss ich für wenig wahrscheinlich halten. Jedenfalls trifft diese Behauptung nicht für Anthurium Andraeanum zu, denn ich fand an den im Boden reichlich verzweigten Nebenwurzeln dieser Pflanze stets das ein

[1]) Siehe Kapitel IV B.

schichtige Velamen gut erhalten. Bei Aspidistra elatior sind die Velamenzellen noch unzerstört, wenn der gesamte übrige Wurzelkörper zerfallen ist. Crinum amabile und Clivia nobilis werfen leicht stellenweise die Velamenzellen (samt der angrenzenden Interkutis) ab und ersetzen sie durch lokale Korkbildung.

Über die Velamen brauche ich nur wenig zu sagen. Die Velamen der Erdwurzeln bestehen, wie die der Luftwurzeln, stets aus lückenlos zusammenschliessenden Velamenzellen, und sind ein- oder mehrschichtig. Einschichtig ist das Erdwurzelvelamen von Hymenocallis cariboea, welches Juel (1884, S. 6) schon gesehen, und als Epidermis aufgeführt hat. Mehrschichtige Velamen finden sich bei den Erdwurzeln einiger Liliaceen und Amaryllidaceen. Schon Nikolai (1865, S. 73) beobachtete bei den Erdwurzeln von Crinum bracteatum eine mit Haaren besetzte Wurzelhülle aus drei bis vier porös verdickten Zellschichten. Pfitzer (1872, S. 39) fand bei den Wurzeln von Crinum americanum eine velamenähnliche Bildung. Olivier (1880, S. 25) sah das Velamen von Clivia miniata, ohne dasselbe richtig zu deuten. Juel (1884, S, 6) schreibt den Erdwurzeln von Vallota purpurea[1]), Ophiopogon japonicus, Agapanthus umbellatus, Haemanthus puniceus, Crinum asiaticum, Amaryllis Belladonna, Ammocharis longifolia, Semele androgyna eine „Wurzelhülle“ zu.

Inwieweit sich diese Angaben auf Velamen im hier gebrauchten Sinne beziehen, lässt sich allerdings nicht mit Sicherheit feststellen, weil über die Zellart der „Wurzelhüllen“ bestimmte Aussagen nicht gemacht werden. Nach meinen eigenen Beobachtungen finden sich Velamen bei den Erdwurzeln von Aspidistra elatior, Agapanthus umbellatus, Crinum amabile, Clivia nobilis und Clivia miniata.

Das Velamen von Aspidistra elatior ist drei bis fünfschichtig (Taf. III, Fig. 51 vel.). Dasselbe entsteht durch Tangentialteilungen aus einer einreihigen embryonalen Wurzelhaut, was Treub (1976, S. 38) zuerst gesehen und wie folgt beschrieben hat:

„Il est fort intèressant d'observer que dans l'Aspidistra elatior le dérmatogène se divise en trois couches à une distance considerable du sommet. Avantque la première division definitive se soit opérée, elle est pour ainsi dire annoncée par la segmentation tangentielle de quelques cellules.“ Die Teilungen der embryonalen Wurzelhaut erfolgen nach meinen Beobachtungen in der Weise, dass immer die jeweilig äusserste Schicht sich durch perikline Wände teilt. Auf dem Medianschnitt einer jungen Wurzelspitze sah ich, dass die erste Tangentialwand in der zwölften Zelle der embryonalen Wurzelhaut lag (gerechnet von der ersten deutlich sichtbaren Wurzelhautinitiale an). Gewöhnlich werden bei Aspidistra nur drei Velamenschichten erzeugt; bei kräftigeren Wurzeln aber entstehen bis fünf Schichten. Yasudaʼ (1894) schreibt den Wurzeln von Aspidistra eine zwei- bis dreischichtige Oberhaut zu. Bei Agapanthus umbellatus besteht das Velamen aus drei, bei Crinum amabile aus drei bis vier, bei Clivia nobilis nach meinen Beobachtungen aus sechs bis sieben Zellschichten. Juel (1884, S. 7) gibt für letztgenannte Pflanze nur ein fünfschichtiges Velamen an. Bei Clivia miniata beträgt die Zahl der Schichten nach Olivier acht. Die Einzelschichten sollen nach Olivier (1880, S. 21) hier in der Weise entstehen, dass eine einreihige embryonale Wurzelhaut sich unter der Wurzelhaube in vier Schichten teilt und von diesen die drei inneren erst hinter der Haube sich weiter spalten. Bei Clivia nobilis werden nach meinen Beobachtungen alle Schichten des Velamens unter der Wurzelhaube gebildet.

[1]) Vergleiche S. 26.

IV. Die Hypodermis.

A. Historisches über die Hypodermen.

Der Begriff der Hypodermis ist entstanden im Verlaufe der morphologischen Untersuchungen, welche über die chlorophyllfreien, epidermisähnlichen Gewebe der Blätter (hypodermale Wassergewebe der Begoniaceen etc.) angestellt wurden. Von den älteren Botanikern hatten einzelne diese Gewebe zur Epidermis gerechnet, andere sie davon getrennt. [Siehe die ältere Literatur über diesen Gegenstand bei Pfitzer (1872, S. 17)]. Kraus (1866, S. 307) hatte beobachtet, dass der chlorophyllarme, collenchymatische Teil der primären Achsenrinde zuweilen ohne scharfe Grenze in die genannten epidermisähnlichen Gewebe des Blattstiels und der Blattspreite übergeht, und in dem Glauben, dass dieser Zusammenhang der fraglichen Blatt- und Achsengewebe die morphologische Gleichwertigkeit beider beweise, unterschied er auch beim Blatt Epidermis und Rinde und nannte diese „Blattrinde“ Hypoderm (Kraus, S. 316). Pfitzer (1872, S. 16) versuchte die Frage nach dem morphologischen Werte der epidermisähnlichen Gewebe nicht wie Kraus nur vom vergleichend morphologischen, sondern vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus zu lösen. Er stellte fest, dass man unterscheiden müsse zwischen „mehrschichtigen Epidermen“, die durch tangentiale Teilung einer embryonalen Epidermis entstehen, und Geweben, die ihrer Funktion nach den mehrschichtigen Epidermen gleichen, aber von ihnen dadurch verschieden sind, dass sie aus einer embryonalen Epidermis und darunter liegenden, von dieser verschiedenen Meristemschichten hervorgehen. Als Bezeichnung für die aus letzteren entstandene Gewebemasse wählte er das von Kraus eingeführte Wort Hypoderma, ohne dasselbe im Sinne von Kraus anzuwenden. Pfitzer (1872, S. 53) verband mit der Bezeichnung Hypoderma den Begriff eines „Unterhautgewebes“, welches histogenetisch vom Oberhautgewebe zu trennen ist, physiologisch aber zu diesem gehört und deswegen mit ihm am besten unter den Sammelbegriff der „epidermalen (oberhautartigen) Schichten“ zu bringen ist. Zu den epidermalen Schichten rechnete Pfitzer ausser der einschichtigen und mehrschichtigen Epidermis und dem Hypoderma, die damals durch Oudemans (1861), Nikolai (1865, S. 67) und Leitgeb (1865, S. 197) bekannt gewordene „äussere Wurzelendodermis“ (Interkutis [1]), die er als ein Seitenstück des Hypoderma ansah, ohne sie mit diesem zu identifizieren. Sachs, welcher schon früher (1868, S. 76) unter dem Gesamtbegriff der „Hautgewebe“ die Epidermoidalgewebe im Sinne Schleidens (1845, S. 257, I. Bd.), die mehrschichtigen Epidermen der älteren Botaniker und die Hypodermen im Sinne von Kraus, letztere unter der Bezeichnung subepidermale Schichten zusammengefasst hatte, nahm später (Sachs 1873, S. 82) den Ausdruck Hypoderm auf und gebrauchte ihn wesentlich in demselben Sinne wie Pfitzer. Nur von der „äusseren Wurzelendodermis“ ist bei der von Sachs gebrauchten Definition des Hypodermas nicht die Rede.

Vöchting (1873, S. 389), v. Höhnel (1875, S. 149, 170), de Bary (1877, S. 35, 236, 427) verstehen unter Hypoderma dasselbe wie Pfitzer. Auch bei Wiesner (1881, S. 74 und 104) ist der Hypodermbegriff im wesentlichen derselbe wie bei Pfitzer, doch rechnet Wiesner zum Hypoderma die „äussere Endodermis“, behält für diese „Form des Hypoderma“ aber die Bezeichnung Endodermis bei. Haberland (1884, S. 78, 1896, S. 108) gebraucht das Wort Hypoderma in seiner

[1]) Siehe Kapitel IV B.

Phys. Pflanzenanatomie nicht, sondern bezeichnet alle unter der äussersten Zellschicht liegenden, epidermisähnlichen Gewebe zusammen mit der äussersten Zellschicht als „mehrschichtige Epidermis“. Vuillemin (1884, S. 30) hielt es für zweckmässig, den neuen Begriff der Exodermis aufzustellen. Darunter versteht er die unmittelbar unter der Epidermis liegende äusserste Rindenschicht aller Organe. Als einzigstes durchgreifendes Merkmal derselben gilt ihm das rein topographische Moment. Französische Autoren (v. Tieghem 1887, S. 448, Sauvageau 1887, S. 78) gebrauchten den Namen Exodermis wenigstens zeitweise im Sinne von Vuillemin. Haberlandt (1896, S. 194 u. 201), Strasburger (1897, S. 237 u. 320), Rimbach (1893, S. 467) haben den Ausdruck Exodermis für die „äussere Endodermis“ der Wurzel verwendet. Im übrigen ist der Begriff des Hypodermas im Sinne Pfitzers später für die Blätter und Achsen allgemein, so z. B. von Wiesner (1898, S. 132), Strasburger (1897, S. 188) etc. beibehalten worden. Erweitert, etwas verändert und schärfer definiert wurde der Begriff des Hypoderms von Arthur Meyer (1891, S. 86). Dieser berücksichtigte dabei in erster Linie die topographischen, morphologischen und funktionellen Merkmale der definitiv entwickelten Gewebe und erst in zweiter Linie die Entwicklungsgeschichte. Er versteht unter Hypodermen ein- oder vielschichtige, bei allen Organen vorkommende Gewebe, deren Bau erkennen lässt, dass sie „die Epidermis in ihren Leistungen als äusserste Schutzschicht unterstützen“. Als Hypodermen sind nach Meyer ebensowohl die Innenschichten mehrschichtiger Epidermen, wie die epidermisähnlichen Gewebe, die schon im Embryonalzustande von der Epidermis getrennt sind, zu bezeichnen. Es liegt dieser Begriffsfassung der Gedanke zugrunde, dass bei den mehrschichtigen Epidermen der Achsen und Blätter Bau und Funktionen der äussersten Schicht nicht dieselben sind wie die der tiefer liegenden Teilschichten. Die erstere besitzt bei Blättern und Achsen den Bau und die Funktion einer normalen einreihigen Epidermis, die anderen arbeiten wie die Hypodermen, welche schon im Meristemzustande von der Epidermis getrennt sind. A. Meyer (1891, S. 86 u. 181) gebrauchte den Ausdruck Hypodermis auch für Zellschichten der Wurzel und bildete den Begriff der Wurzelhypodermis. Unter dieser Bezeichnung versteht Meyer entsprechend seiner Definition der Hypodermis alle diejenigen Schichten der Wurzel, welche durch ihre Lage, durch den Bau ihrer Elemente, durch lückenlosen Zusammenschluss und die Zusammensetzung aus bestimmten Zellarten erkennen lassen, dass sie die Wurzelhaut in ihren Funktionen unterstützen, die sich jedoch von der letzteren in ihrer Morphologie wesentlich unterscheiden. In meiner Arbeit werde ich diese Definition festhalten.

Bevor ich mich nun der Geschichte der Entwicklung des Begriffes der Wurzelhypodermis, die ich hier allein zu behandeln habe, noch eingehender zuwende, will ich zweckmässigerweise die Bezeichnungen festlegen, die ich für die einzelnen Formen der Wurzelhypodermis gebrauchen werde. Die genauere Definition der Begriffe, die ich mit diesen Namen verbinde, lasse ich später folgen. Die am häufigsten vorkommende Art der Wurzelhypodermis ist die, bei welcher die Zellschichten zum grössten Teil oder ausschliesslich aus Endodermzellen bestehen. Die betreffende Hypodermisart werde ich nach dem Vorschlag von Herrn Professor Arthur Meyer „Endoderm-Hypodermis“ oder kürzer „Interkutis“ nennen. Die Interkutis tritt in mehreren Formen auf, die sich nach Art der Zellen und Zahl der Zellschichten unterscheiden. Es kommen folgende Fälle vor:

1. Die Interkutis ist einschichtig und besteht aus Endodermzellen und Kurzzellen, („Kurzzellen-Interkutis“).

2. Die Interkutis ist ein- oder mehrschichtig und besteht nur aus Endodermzellen. („Einheitliche Interkutis“.)

3. Die Interkutis ist vielschichtig und besitzt Kurzzellen nur in der Aussenschicht. („Gemischte Interkutis".)

Neben den reinen Endoderm-Hypodermen finden sich noch Wurzelhypodermen, welche aus einer ein- oder mehrschichtigen Interkutis und einer darunter liegenden, lückenlos an diese anschliessenden Kollenchym- oder Sklerenchymschicht bestehen. Wir können diese Hypodermen „verstärkte Interkuten" nennen. Ferner kommen vor Wurzelhypodermen, welche aus lückenlos zusammenschliessenden Parenchymzellen und solche, die aus Kollenchymzellen bestehen, ferner Hypodermen, die den Φ-Scheiden Russows (1875, S. 37) entsprechen. Ich werde diese Wurzelhypodermen Parenchym-Hypodermen, Kollenchym-Hypodermen und Φ-Zellen-Hypodermen nennen.

Von den Wurzelhypodermen wurde zuerst beobachtet die Kurzzellen-Interkutis. Diese sah Meyen (1830, S. 96 u. 163) bei den Luftwurzeln von Epidendron elongatum, hielt sie aber für die wirkliche Wurzelepidermis, die in ihr vorkommenden Kurzzellen für Teile von Spaltöffnungsapparaten. Schleiden (1849, S. 284), welcher die Interkutis auch bei anderen Luftwurzeln wiederfand und Fockens (1857, S. 43) hatten über die Kurzzellen-Interkutis der Luftwurzeln die gleiche Ansicht; auch Unger (1855, S. 195)[1]) bezeichnete sie ursprünglich als Epidermis, bestritt aber, dass sie Spaltöffnungen enthalte. Schacht (1856, S. 285) dagegen betrachtete die Kurzzellen-Interkutis als eine Zellschicht, welche die Rinde der Wurzel in eine innere und eine äussere Partie (Velamen) abgrenze. Dasselbe glaubte Oudemans (1861, S. 25). Dieser erkannte zuerst, dass die seither als Stomata beschriebenen Gebilde der Interkutis kleinere lebende Zellen sind, die zwischen längeren Zellen mit gewellten Radialwänden liegen. Er verneinte entschieden die Epidermisnatur der Kurzzellen-Interkutis und gab ihr den Namen „Endodermis". Diesen Namen gebrauchte auch Leitgeb (1864, S. 156, 1864, S. 276, 1865, S. 197), welcher durch mehrere Untersuchungen weiteren Aufschluss über die Natur der Kurzzellen-Interkutis der Luftwurzeln gab. Er bewies durch die Entwicklungsgeschichte, dass die Interkutis der Luftwurzeln nicht eine Epidermis, sondern eine schon im Meristemzustande selbständige Zellschicht ist, welche die Grenze der Rinde gegen die ein- oder mehrschichtige Wurzelhaut der Luftwurzeln (Velamen) bildet. Die Angaben Oudemans über die Morphologie der Interkutis bestätigte Leitgeb und fügte zahlreiche neue hinzu. Ausserdem zeigte er, dass die Interkutis nicht nur bei den Luftwurzeln der Orchideen, sondern auch bei denen der Araceen und den Luftwurzeln von Hartwegia comosa vorkommt. In demselben Jahre, in welchem Leitgeb seine Untersuchungen über die Orchideenluftwurzeln veröffentlichte, wies Nikolai (1865, S. 67) nach, dass sich die Kurzzellen-Interkutis auch unter dem Epiblem einzelner Erdwurzeln vorfindet. Ferner beobachtete Nikolai bei einzelnen Erdwurzeln zum erstenmal eine einschichtige Interkutis, bei welcher alle Zellen gleich lang waren, und benutzte auch für diese Form den Oudemannschen Namen „Endodermis", weil er sah, dass sich diese Hypodermen durch lückenlosen Zusammenhang, durch wellig gebogene Zellwände und Selbständigkeit am Meristem auszeichnen.

De Bary (1877, S. 129), welcher die Schutzscheiden Casparys (1858, S. 441, 1866, S. 101) ganz allgemein mit dem Namen „Endodermen" bezeichnete und darunter Gewebe verstand, welche nur durch ihre bestimmte Zellart charakterisiert sind, und deren topographische Lage er nicht berücksichtigte, stellte auch die Kurzzellen-Interkutis der Luftwurzeln unter seine Endodermen, weil er den Hauptwert darauf legte, dass in den Kurzzellen-Interkuten und den Schutzscheiden Endodermzellen vorkommen. Für ihn war die Kurzzellen-Intercutis ein Spezialfall der Endodermis, der sich

[1]) Unger (1866, S. 71) hat später unter Bezugnahme auf die Arbeiten von Oudemans (1861, S. 25) und Leitgeb (1865, S. 197) die morphologische Natur der Interkutis richtig angegeben.

nur dadurch auszeichnet, dass bei ihm regelmässig wechselnde kürzere und längere Zellen gewebebildend auftreten. Die von Nikolai (1865, S. 67) an Erdwurzeln beobachteten Kurzzellen-Interkuten und einschichtigen einheitlichen Interkuten rechnete de Bary nicht zu seinen Endodermen, da ihm die Endodermstruktur dieser Gewebe nicht sicher erwiesen schien. Er behandelte die in Rede stehenden Interkuten unter der Bezeichnung „hypoderme Schichten". Bald nach de Bary konnte v. Höhnel (1877, S. 638) durch neue Methoden sicher feststellen, dass ein wichtiges Merkmal der Endodermen de Barys die von den älteren Autoren nur vermutete Verkorkung ihrer Zellwände ist. Mit Hilfe der neuen Tatsachen wies v. Höhnel (l. c.) nach, dass in den Hypodermen der Erdwurzeln in der Tat Endodermzellen vorkommen. Er beobachtete Kurzzellen-Interkuten und homogene einschichtige Interkuten an einer Reihe von Erdwurzeln und nannte sie beide im Gegensatz zu der das Leitbündel umschliessenden „inneren Endodermis" nun „äussere Endodermis". v. Höhnel betonte auch, dass bei der Kurzzellen-Interkutis nur die längeren Zellen, von ihm „Langzellen" genannt, verkorkte Wände führen, dass dagegen die kleineren, von ihm „Kurzzellen" genannten Elemente nur schwach verkorkt, manchmal sogar unverkorkt sind. Infolge der zitierten Untersuchung v. Höhnels verstand man also jetzt unter dem Begriff der „äusseren Endodermis" einschichtige, unmittelbar unter dem Epiblem oder dem Velamen liegende Gewebe, die entweder nur aus verkorkten Zellen oder aus verkorkten Langzellen und unverkorkten oder schwach verkorkten Kurzzellen bestehen.

Diesen Begriff der „äusseren Endodermis" erweiterte A. Meyer (1881[I], S. 284, 1881[II], S. 421), indem er an Erdwurzeln von Smilax, Zingiber, Hedychium nachwies, dass unter der Wurzelhaut auch mehrschichtige Gewebe liegen können, die nur aus Endodermzellen bestehen und ihrer Natur nach ebenfalls als „äussere Endodermen" zu bezeichnen waren. Auf die mehrschichtigen hypodermen Endodermen machte später van Wisselingh (1886, S. 5), welcher wohl die eben zitierten Arbeiten Arthur Meyers nicht kannte, von neuem aufmerksam. van Wisselingh (l. c.) wählte für die seither als „äussere Endodermis" bezeichnete Schicht wieder die einfachere Bezeichnung „Endodermis" und nannte die Schutzscheiden Casparys Zentralzylinderscheide (gaîne du cylindre central). Eine solche Änderung der Nomenklatur führte er deshalb herbei, weil er die „Endodermen" (Interkuten [1]) für sehr verschieden von der „Zentralzylinderscheide" der Wurzel (Endodermis) hielt. Durch seine Untersuchungen war er hauptsächlich auf folgende Differenzen zwischen beiden Geweben aufmerksam geworden. Die Interkuten können ein- oder mehrschichtig sein, die Endodermis ist stets einschichtig. Die Interkuten bestehen oft aus zwei verschiedenen Zellarten, nämlich verkorkten Langzellen (Endodermzellen) und unverkorkten Kurzzellen, die Endodermis aber besitzt nur gleichartige Zellen, die höchstens in ihren Entwicklungsstadien verschieden sind. Die Zellen der Interkuten besitzen nie das schmale „Korkband" („la bande subéreuse, étendue sur les parois latérales et transverses", van Wisselingh 1886, S. 15), welches bei der Endodermis die Erscheinung des Casparyschen Punktes hervorrufe.[2]) Obwohl van Wisselingh, wenn er sich auf den Standpunkt de Barys, also auf den rein morphologischen stellte, die beiden Schichten immer noch hätte als Endodermen bezeichnen und deshalb mit einander gleichstellen müssen, da sie ja beide wesentlich aus Endodermzellen bestehen, hatte er doch mit der Betonung dieser Verschiedenheiten das Rechte getroffen. Erst A. Meyer (1891, S. 86 u. 181) trennte die seitherigen „äusseren Endodermen" völlig von den „inneren Endodermen". Er berücksichtigte dabei nicht nur die Morphologie, sondern auch die hypoderme Lage und die damit in Beziehung stehenden Leistungen der „äusseren Endodermen"

[1]) Siehe Kapitel IV B.

[2]) Siehe das über die chemische Natur des Casparyschen Streifens in Kapitel V B 1 Gesagte.

und ordnete dieselben unter gleichmässiger Beachtung aller eben genannten Gesichtspunkte unter die Hypodermen ein. Dadurch wurden die Interkuten angeschlossen an andere hypoderme Gewebe der Wurzel, die nicht aus Endodermzellen bestehen, die aber durch ihre morphologischen und biologischen Merkmale ihre Hypodermnatur erkennen lassen. Letztere Gewebe und die Interkuten bezeichnete A. Meyer zusammen als „Wurzelhypodermen". Unter dem Begriff der Wurzelhypodermen verstand A. Meyer nun Hypodermen der Wurzel, die „entweder aus kollenchymatischen Zellen, seltener aus Parenchymzellen oder Sklerenchymzellen, meist aus Endodermzellen" bestehen und die häufig einschichtig, seltener mehrschichtig sind.

Wesentlich in anderer Weise bezeichneten und betrachteten die französischen Botaniker die Wurzelhypodermen. Chatin (1856, S. 5) bezeichnete die Kurzzellen-Interkutis der Orchideenluftwurzeln als „membrane épidermoïdale", weil er die Interkutis hier ebenso wie die älteren deutschen Autoren für die wahre Epidermis der Wurzel ansah; seine in vielen Punkten falschen Beobachtungen wurden von Oudemans (1861, S. 6 u. f.) und Leitgeb (1865, S. 198 u. a. a. St.) berichtigt. van Tieghem (1866, S. 165) nannte die gelegentlich von ihm beobachtete Kurzzellen-Interkutis der Araceenluftwurzeln „couche subéreuse" und machte die irrige Angabe, dass sie durch Tangentialteilungen Kork bilden könne. Später (1871, S. 136 u. a. a. St.) bezeichnete er als „couche subéreuse" auch solche mehrschichtige hypoderme Gewebe, die ihm wegen des Mangels an Intercellularen und wegen der braunen Farbe ihrer Zellwände als verkorkt erschienen. Gérard (1880, S. 1295, 1880[II], S. 293) verstand unter dem von Chatin (l. c.) eingeführten Namen „membrane épidermoïdale" ein- oder mehrschichtige hypoderme Gewebe der Wurzel, die nach seinen Angaben mit dem Tode der Wurzelhaut verkorken und dann eine sekundäre Epidermis bilden sollen. Olivier (1890, S. 29) übernahm den Begriff der membrane épidermoïdale fast ganz im Sinne Gérards, schränkte ihn aber ein, indem er den Namen nur auf einschichtige Gewebe anwandte. Olivier (1880, S. 58) beobachtete auch mehrschichtige Interkuten, hielt sie für eine Art Periderm und bezeichnete sie infolgedessen als Suberoid. Er sagte darüber folgendes:

„Au système du liège doit se rattacher un tissu protecteur qui est très dévelloppé chez les Monocotylédones, qui a la même nature chimique que le suber, mais dont la constitution anatomique ne présente pas cette parfaite régularité et cette disposition uniforme qui font aisément reconnaître le vrai liège. Les éléments de ce tissu ne sont point tabulaires; souvent leur section transversale est hexagonale et leurs parois sont flexueuses; ils procèdent les uns des autres par voie de division tangentielle çà et la interrompue par quelques cloisonnements radiaux ou obliques. Ce tissu, toujours périphérique, n'est pas accompagné de liège véritable dans les racines où il existe; il constitue autour de la racine un manchon qui, reduit à deux ou trois assises sous la coiffe, devient extrêmement épais dans les parties plus âgées."

An die Nomenklatur Oliviers hat sich auch Juel (1884, S. 7) angeschlossen. Dieser Autor gebrauchte den Namen „epidermoidale Zellschicht" für die unmittelbar unter dem Epiblem oder dem Velamen liegende Zellschicht, wenn diese Kurz- und Langzellen oder gleich lange Zellen mit schwefelsäureunlöslichen (wie man also wohl vermuten kann, mit verkorkten) Wänden besitzt. In Wirklichkeit hat Juel den Ausdruck „epidermoidale Zellschicht" als Bezeichnung für die Kurzzellen-Interkutis, die einschichtige einheitliche Interkutis und die Aussenschicht der mehrschichtigen Interkuten benutzt. Den Namen „Suberoid", den Olivier auf die gesamte Gewebemasse der mehrschichtigen Interkuten angewandt hatte, übertrug Juel nur auf die Innenschichten dieser Gewebe. Im Anschluss an Olivier und Juel mag hier auch Siedler (1892, S. 414) genannt werden,

welcher unter Bezugnahme auf Olivier den Ausdruck Suberoid ebenfalls benutzte, ihn aber trotzdem in wesentlich anderem Sinne gebrauchte als es vom Autor des Namens geschehen war. Siedler (1892, S. 429, 433) bezeichnete als Suberoid Gewebemassen, die tief in der Wurzelrinde liegen und die in Wirklichkeit in einigen Fällen, so z. B. bei Zea Mais, bei Marantha Sklerenchymcylinder sind. Es ist hier vielleicht der passende Ort, auch die übrigen Ergebnisse der citierten Arbeit Siedlers zu streifen. Siedler (1892, S. 410) bildete ohne genügende Berücksichtigung der einschlägigen Literatur einen besonderen Begriff des „Wurzelhypoderma". Dieses Hypoderma betrachtete er als ein wasserspeicherndes Organ. Es soll sich nach den Angaben des Autors auszeichnen durch relative Grösse seiner Zellen, durch Mangel an Intercellularen, lückenlosen Anschluss an die Wurzelhaut und die angrenzende Rinde und durch den stofflichen Charakter seiner Zellwände, die aus Stoffen bestehen, „welche sich mitunter holzähnlich, mitunter korkähnlich verhalten, gewöhnlich aber eine Mischung mehrerer zu sein scheinen". Zwischen dieser Definition und den Beobachtungen Siedlers bestehen aber beträchtliche Differenzen, denn aus den Monographien der von Siedler untersuchten Wurzeln geht hervor, dass ein seiner Definition entsprechendes Hypoderma in Wirklichkeit nicht existiert, dagegen ersieht man daraus, dass der Autor als wasserspeicherndes Hypoderma angesehen hat entweder die schon bekannten mehrschichtigen Interkuten oder lückenlose Parenchymmassen oder Gewebekomplexe, die aus einer Interkutis und daran anschliessendem Parenchym bestehen.

Der Begriff der assise épidermoïdale, wie ihn Olivier aufgestellt hatte, blieb zunächst bestehen, wie aus einer Arbeit Mariés (1885, S. 13 und a. a. St.) hervorgeht, der für die Wurzeln sehr vieler Ranunculaceen eine „assise épidermoïdale" im Sinne Oliviers beschrieb. Costantin (1885, S. 153) gebrauchte für die äusserste hypoderme Zellschicht der Erdwurzeln wieder den Ausdruck „assise subéreuse" und sagte, dass diese Schicht und die „äussere Endodermis" (endoderme externe) der Luftwurzeln analoge Gewebe seien. Nachdem dann Vuillemin (1884, S. 30, 1886, S. 80) den Namen Exodermis gebildet hatte, mit welchem er auch jede unter der Wurzelhaut liegende Einzelzellschicht bezeichnete, benutzte van Tieghem (1887, S. 448) das Wort „Exodermis" auch als Bezeichnung für die hypoderme Zellschicht der Restiaceenwurzeln, die nach van Tieghem alle Eigenschaften der „inneren Endodermen", so z. B. auch die Casparyschen Punkte zeigen soll. Dagegen beschrieb van Tieghem (1888, S. 375) die einschichtige *Φ*-Zellen-Hypodermis, die er bei Geraniaceen- und Sapindaceenwurzeln gefunden hatte, nicht als Exodermis, sondern als „reseau de soutien de l'écorce".

Neuerdings (1891, S. 678) behandelt er bei der anatomischen Beschreibung der Wurzel, die direkt unter der Wurzelhaut liegende Zellschicht besonders unter der Bezeichnung „assise subéreuse". Aus seiner, nicht immer das Richtige treffenden Beschreibung der anatomischen Charaktere der assise subéreuse geht hervor, dass van Tieghem den Namen assise subéreuse auch als Bezeichnung für die Kurzzellen-Interkutis, die einschichtige einheitliche Interkutis und die *Φ*-Zellen-Hypodermis gebraucht.

Aus neuerer Zeit seien noch folgende Angaben über die in Rede stehenden Zellschichten der Wurzel erwähnt. Schwendener (1882, S. 135) bezeichnet die Interkuten als Aussenscheiden. Rimbach (1893, S. 467) verwendet für ein- und mehrschichtige Interkuten den Ausdruck Exodermis. Strasburger spricht in seinem Praktikum (1897) und in seinem Lehrbuch (1900 S. 99) von dem, was wir als Wurzelhypodermen bezeichnen nicht bis auf die Bemerkung über seine „Exodermis". Haberlandt (1896, S. 194) geht auf die hier genauer behandelten Zellschichten der Wurzel wenig ein, wie die folgenden Sätze aus seiner Anatomie beweisen: „Schon oben wurde erwähnt, dass das Absorptionsgewebe der Wurzeln mit seinen Wurzelhaaren bald abstirbt und abgestossen wird. Die

Oberfläche der Wurzel wird dann von der äussersten Rindenzellschicht eingenommen, deren Zellwände verkorken und die nun eine lückenlose sekundäre Epidermis, eine sogenannte Exodermis vorstellt. Wenn die Verkorkung der Wände schon bei Lebzeiten des Absorptionsgewebes erfolgt, so bleiben zwischen den langen Exodermiszellen kurze plasmareiche Zellen unverkorkt, welche als Durchlasszellen fungieren und die vom Absorptionsgewebe aufgenommenen Stoffe an das Rindenparenchym übermitteln (Coleus, Lamium, Hedera und die meisten Monokotylen). In vollkommener Ausbildung tritt die Exodermis allerdings erst bei den Luftwurzeln auf."

Indem ich auf die Definition der Wurzelhypodermis (S. 32) hinweise, bemerke ich noch, dass im allgemeinen die Wurzelhypodermis an die Wurzelhaut und das Rindenparenchym ohne Interzellularen anschliesst. Ausnahmen von dieser Regel erwähne ich bei der nachfolgenden Besprechung der einzelnen Hypodermisarten. Wichtig ist die Frage, wie gross die Verbreitung der verschiedenen Hypodermisarten ist. Nach v. Höhnel (1877, S. 642) und van Wisselingh (1886, S. 15), auch nach der Darstellung von Haberlandt (1896, S. 194) und Strasburger (1900, S. 99) besitzen alle höheren Landpflanzen Interkuten. Arthur Meyer (1891, S. 86) und Wiesner (1898, S. 184) geben dagegen in ihren Lehrbüchern an, dass noch andere Wurzelhypodermen vorkommen. Nach meinen Erfahrungen sind weitaus die verbreitetsten Hypodermen die Interkuten; sie finden sich bei den meisten normalen Monokotyledonenwurzeln und bei vielen Dikotyledonen. Die verstärkten Interkuten kommen hauptsächlich bei Monokotyledonen vor. Dagegen sind die *Φ*-Zellen-Hypodermen nur auf wenige Familien beschränkt und fast noch seltener sind die reinen Kollenchym-Hypodermen. Daneben scheint auch die Zahl der Dikotyledonen, welche Wurzelhypodermen überhaupt nicht entwickeln, relativ gross zu sein.

B. Die Interkuten.

Ich bezeichne mit diesem Namen die Hypodermen der Wurzel, welche schon von der embryonalen Wurzelhaut getrennt sind und die hauptsächlich oder ausschliesslich aus Endodermzellen bestehen. Neben den Endodermzellen enthalten manche Interkuten besonders geformte Zellen mit unverkorkten Wänden, die sogen. Kurzzellen. Bevor ich auf eine ausführliche Beschreibung der Interkuten eingehe, will ich die wichtigsten Merkmale der Interkutiszellen und der Interkuten selbst im voraus, zur besseren Orientierung kurz zusammenfassen.

Die Interkutis-Endodermzellen besitzen im primären Zustande, in welchem sie oft relativ lange verharren, zarte, sich mit Chlorzinkjod meist schwach blau färbende, völlig unverkorkte und an keiner Stelle kutisierte oder in anderer Weise veränderte Wände, so dass Erscheinungen wie die des Casparyschen Punktes an den quergeschnittenen Zellen — im Primärzustande der letzteren — nicht auftreten. Im Sekundärzustand gleichen die Interkutis-Endodermzellen hinsichtlich des Membranbaues wesentlich den Zellen des Korkes und denen der Endodermis. Wie bei diesen lässt sich an den Wänden meist ohne weiteres eine „verkorkte, mittlere, aus Mittellamelle und Suberinlamelle bestehende Lamelle" (A. Meyer 1898, S. 22) von sekundären Wandschichten unterscheiden (Taf. II, Fig. 36, 42 vm.). Die Mittellamellen sind im Sekundärzustand oft, aber nicht immer verholzt, wie es bei den Korkzellen und den Zellen der Endodermis fast ausnahmslos der Fall ist. Die Verholzung tritt entweder an den Mittellamellen aller Wände auf, oder sie erstreckt sich nur auf die Mittellamellen einer Tangentialwand und die der Radialwände, mitunter auch auf letztere allein, während die Mittellamellen einer oder beider Tangentialwände in Schwefelsäure löslich bleiben und Phloroglucin-Salzsäure-Rötung nicht annehmen. In anderen Fällen sind die Mittel-

lamellen an kleineren Stellen oder fast in der ganzen Breite der Wände, dann aber auch mit Ausschluss der Zwickel quellbar. Öfter erfolgt eine Kutisierung der Mittellamellen, die sich neben der Verholzung ausbilden kann, während der Anlage der Suberinlamelle oder unmittelbar vorher eintreten muss und sich entweder auf die Mittellamellen aller Wände oder die der Radialwände oder nur auf die Zwickel und die diesen benachbarten Teile der Mittellamellen erstreckt. Die Suberinlamellen werden simultan auf allen Punkten des Zellumfangs angelegt und sind in seltenen Fällen im fertigen Zustande an der Aussenseite der Zelle um eine Kleinigkeit dicker als an der Innenseite, sonst ringsum gleich dick. Mit Kalilauge bilden sie nicht immer Korkstoffseifen in Form von in Wasser schwer löslichen Kügelchen, sondern es scheint oft, dass die entstehenden seifenähnlichen Produkte in Kalilauge löslich sind. Fast ganz allgemein sind die Suberinlamellen dadurch charakterisiert, dass sie in relativ grosser Menge in frei erhitztem Glycerin schmelzende Korkstoffe neben Korkstoffen, welche in heissem Glycerin nicht schmelzen, enthalten (Taf. I, Fig. 12, Taf. II, Fig. 40 sk.) Die Celluloselamellen der Interkutis-Endodermzellen bestehen im Jugendstadium aus reiner Cellulose, später oft aus verholzter Cellulose; in einzelnen Fällen sind sie kutisiert oder ähnlich modifiziert wie die Wände mancher Aufzellen. Die „verkorkte mittlere Lamelle“ (A. Meyer l.c.) ist aussen stets glatt, so dass die Tüpfel seitlich nur von der Celluloselamelle umgrenzt sind. Die Endodermzellen der einschichtigen Interkuten legen Tüpfel sehr selten an der Aussenwand (Taf. II, Fig. 21, 42 t.), öfter an den radialen Längs- und Querwänden, weniger oft an den Innenwänden an (Taf. II, Fig. 41 t.). Die Zellen mehrschichtiger Interkuten besitzen Tüpfel an den Längswänden und meist besonders reichlich an den Querwänden. Die Wanddicke der Interkutis-Endodermzellen übertrifft bei den Dikotylen und auch bei vielen Monokotylen kaum die der Wurzelhautzellen; öfters ist sie sogar geringer. Andererseits erlangen die Interkutis-Endodermzellen bei den Monokotylen oft eine ganz beträchtliche Dicke, so dass die Zellen zu mechanischen Elementen werden. Die Verdickung ist entweder auf allen Seiten der Zelle gleich (Taf. IV, Fig. 73), letzteres vorzugsweise bei den Zellen der mehrschichtigen, selten bei denen der einschichtigen Interkuten, oder sie erstreckt sich nur auf die Aussenseite der Zellen, wie bei den Elementen vieler Kurzzellen-Interkuten; selten und nur bei einschichtigen Interkuten ist sie auf die Innenseite der Zelle beschränkt (Taf. II, Fig. 41). Manchmal bleibt nur ein mittlerer Längsstreifen der radialen Längs- und Querwände von der Verdickung ausgeschlossen. Die Protoplasten der Interkutis-Endodermzellen enthalten dünne Cytoplasmabeläge mit wandständigem Kern. Nie sind Reservestoffe in den Interkutis-Endodermzellen nachgewiesen worden, dagegen sind Sekrete (gefärbter Zellsaft, ätherische Öle, mit Sudan III sich rötende Kügelchen, Gerbstoffe, Kalkoxalat) als Einschlüsse nicht selten. Der Protoplast bewirkt bei den Dikotylen manchmal eine nachträgliche Kammerung der Zellen. In ganz alten Interkutis-Endodermzellen einzelner Monokotylen sind lebende Protoplasten nicht mehr nachzuweisen.

Die Kurzzellen sind von den Endodermzellen der Interkuten durch äussere Form, durch die Eigenart ihres Protoplasten und ihrer Wand verschieden. Sie haben in manchen Fällen nahezu die Form von Würfeln; öfters ist ihre Gestalt ähnlich einem regulären Kegelstumpf oder einem beiderseitig abgestumpften Oktaëder, deren Längsachsen in beiden Fällen horizontal liegen. Der äussere Teil der Kurzzellen ragt oft mehr oder minder über das Niveau der Endodermzellen hinaus und dringt manchmal geradezu haarartig zwischen die Zellen der Wurzelhaut ein (Taf. III, Fig. 66 kz.). Infolgedessen ist die an die Wurzelhaut anstossende Wandfläche fast ausnahmslos grösser wie die an das Rindenparenchym angrenzende. Nur bei einzelnen Luftwurzeln sind die relativ kleinen Kurz-

zellen in das Gewebe der Interkutis eingesenkt. Die an die Endodermzellen und das Rindenparenchym angrenzenden Wände der Kurzzellen sind stets relativ dünn. Dagegen sind die an der Aussenseite der Kurzzellen liegenden Wandschichten nur in einzelnen Fällen ebenfalls dünn. Öfters sind diese Wandpartien sehr dick. Die betreffende Verdickung wird entweder angelegt vom Protoplasten der Wurzelhautzellen, letzteres bei Luftwurzeln, oder vom Protoplasten der Kurzzellen, dieses bei vielen Bodenwurzeln. Die in der letztgenannten Art entstandenen Kappen erzeugt der Protoplast zur Zeit der Verkorkung der Interkutis und sie müssen also ihrer Funktion nach zur normalen Interkutis gehören[1]). Tüpfel sind bisher an den vom Protoplasten der Kurzzelle angelegten Lamellenschichten noch nicht beobachtet worden und es ist deshalb wahrscheinlich, dass die Kurzzellen ähnlich wie Wurzelhaare arbeiten. Charakteristisch ist für die typischen Kurzzellen, dass ihre Membranen sämtlich, oder doch die an die Wurzelhaut anstossenden die gleiche Reaktion geben wie die Wände der ihnen jeweilig benachbarten Wurzelhautzellen. Die typischen Kurzzellen gehören also wohl in physiologischer Beziehung bis zu einem gewissen Grade zur Wurzelhaut. In seltenen Fällen verkorken die Kurzzellen, die wir dann nicht mehr als typische ansehen, mit zunehmendem Alter der Interkutis.

Ein ferneres Charakteristikum der typischen Kurzzellen ist in der Ausbildung ihrer Protoplasten zu suchen. Diese enthalten im Gegensatz zu denen der Endodermzellen relativ viel Cytoplasma mit kleineren Vakuolen und einem relativ grossen Zellkern; vereinzelt finden sich in den Protoplasten kleine Stärkeeinschlüsse. Erst mit dem Tode des Protoplasten werden in manchen Fällen die Kurzzellen zu Aufbewahrungsorten für Sekrete.

Bei einzelnen Pflanzen kommen in den Interkuten Zellen vor, welche ihrer Gestalt und Lage nach den Kurzzellen gleichen, sich von den typischen Kurzzellen aber dadurch unterscheiden, dass ihre Membranen gleichzeitig mit denen der Endodermzellen verkorken. Diese Zellen sind in der vorliegenden Arbeit nicht zu den Kurzzellen gerechnet worden.

Die besprochenen Zellformen können verschiedene Arten von Interkuten bilden, die Seite 32 schon genannt worden sind. Hier sei noch darauf hingewiesen, dass Übergänge zwischen einzelnen Interkutisarten, nämlich zwischen einschichtigen einheitlichen Interkuten und Kurzzellen-Interkuten, ferner zwischen mehrschichtigen einheitlichen Interkuten und gemischten Interkuten vorkommen. Als eine Übergangsform der lezteren Art kann man die Interkutis der Nebenwurzeln von Asparagus officinalis und Asparagus plumosus ansehen. Die Interkuten sind sämtlich entwicklungsgeschichtlich frühzeitig selbständig; sie entstehen entweder aus einer besonderen, den ganzen Vegetationskegel umgebenden Initialschicht oder zusammen mit den angrenzenden Parenchymzellschichten aus gemeinsamen Urinitialen. Die mehrschichtigen Interkuten gehen, soweit bekannt ist, aus einer äussersten Rindenschicht durch Tangentialteilungen hervor, die schon am Vegetationspunkte erfolgen.

Bei der weiteren Entwicklung der Interkuten sind folgende Typen zu beobachten:

1. Die einheitliche einschichtige Interkutis verkorkt an jungen Wurzeln erst in einer hinter der Absorptionszone liegenden Wurzelregion in der Weise, dass einzelne Zellgruppen früher verkorken als andere.

2. Die einschichtige oder mehrschichtige (einheitliche) Interkutis verkorkt in einer Zone von sehr geringem Spitzenabstand[2]). Zwischen den verkorkten Zellen bleiben aber während der Absorptionsdauer der umgebenden Wurzelregion Gruppen von unverkorkten Zellen erhalten.

[1]) Die Ansicht Juels (1884, S.35) über die Funktion dieser Verdickungen ist wohl nicht aufrecht zu erhalten.

[2]) Als Spitzenabstand bezeichne ich stets die Entfernung einer beliebigen Wurzelregion von der Wurzelspitze.

3. Die einschichtigen oder mehrschichtigen (einheitlichen) Interkuten verkorken in einer in nächster Nähe der Wurzelspitze liegenden Zone völlig.

4. Die Interkutis, welche Kurzzellen und Endodermzellen enthält, verkorkt in einer Zone von sehr geringem Spitzenabstand nur die unmittelbar unter der Wurzelhaut liegenden Endodermzellen. Diese Art der Verkorkung findet sich bei den Kurzzellen-Interkuten und den gemischten Interkuten vor.

Die unverkorkten Stellen der Interkuten werden mit zunehmendem Alter der Interkuten meist ausgeschaltet. Es geschieht dies in folgender Weise:

1. Die ursprünglich nicht verkorkten Zellpartien des Typus 1 und 2 verkorken nachträglich.

2. Die Kurzzellen der gemischten Interkuten (Typus 4) werden dadurch unwegsam gemacht, dass die Innenschichten dieser Interkuten verkorken.

3. Die Kurzzellen der Kurzzellen-Interkuten (Typus 4) werden verstopft durch lokale Korkbildung in den unterhalb einer Kurzzelle liegenden Parenchymzellen, oder selten durch eigenartiges Einstülpen der Langzellen in den Raum der Kurzzellen.

Bei vielen Kurzzellen-Interkuten erleiden die Kurzzellen im Alter keine Veränderung.

Wir können nun zur genaueren Beschreibung der Interkuten und ihrer Zellen übergehen und beginnen mit der ausführlichen Besprechung der Interkutis-Endodermzellen.

1. Die Endodermzellen der Interkuten.

Wie bei den Zellen der Endodermis muss man bei den Endodermzellen der Interkuten unterscheiden zwischen einem primären und einem sekundären Zustand der Zellen. Der primäre Zustand der Interkutis-Endodermzellen kann je nach der Art der Interkutis, der Lage der Zellen und der Besonderheit der Wurzel verschieden lange Zeit anhalten. Sehr häufig dauert er nur sehr kurze Zeit, so z. B. bei den Endodermzellen der Kurzzellen-Interkuten. Die Endodermzellen besitzen in diesen Fällen im Primärzustande völlig den Charakter von äusserst zartwandigen Meristemzellen. Bei einheitlichen und gemischten Interkuten kommt es aber vor, dass einzelne Endodermzellen relativ lange im Primärstadium verharren, z. B. ist dies der Fall bei den Endodermzellen der Innenschichten mehrschichtiger Interkuten. Im Primärzustande gleichen derartige Zellen sehr jungen, dünnwandigen langgestreckten Parenchymzellen. Ihre Wände sind in diesen Fällen kaum dicker wie 0,5 μ und bestehen aus Stoffen, die sich mit Chlorzinkjod allein nicht oder nur schwach blau, mit Chlorzinkjod nach kurzer Eau de Javelle-Behandlung stark blau färben, und Korkreaktionen nicht geben. Die bei den Endodermzellen der Endodermis schon im jüngsten Stadium des Primärzustandes eintretende besondere stoffliche Ausgestaltung eines schmalen Streifens aller Radialwände, (d. h. die Bildung eines Casparyschen Streifens) ist für die Endodermzellen der Interkuten bisher nirgends nachgewiesen worden. van Tieghem scheint allerdings anzunehmen, dass bei den Zellen der Interkuten die Verkorkung an einem mittleren gewellten Längsstreifen beginnt, wie unter anderem aus folgender Bemerkung (1891, S. 678) hervorgeht: „elle (d. h. die Interkutis) prend sur les faces laterales et transverses des plissements échellonés plus ou moins larges, qui engrenent fortement les cellules, entre elles et par lesquels commence la suberisation. Ces plissements se traduisent par des marcques noires sur les coupes transverses“. Man würde für den Fall, dass sich diese Angabe van Tieghems bewahrheiten sollte, diese gewellte Partie der Interkutiszellwände dem Casparyschen Streifen gleichzusetzen haben. Ich habe aber nirgends beobachtet, dass die Verkorkung der Interkutis-Endoderm-

zellen in der von van Tieghem angegebenen Weise geschieht, vielmehr sah ich, dass eine Wellung der Interkutis-Radialwände erst auftritt, nachdem die gesamte Zellwand ringsum verkorkt ist.

Der Sekundärzustand der Interkutis-Endodermzellen ist stets das Stadium, in welchem die Zellen ihre typischen Funktionen ausüben. Alle folgenden Angaben beziehen sich auf das Sekundärstadium der Zellen.

Die Form der Interkutis-Endodermzellen ist gewöhnlich die mit der Wurzel gleichsinnig gestreckter Prismen, die selten ebenso lang wie breit, meist zwei (Agapanthus praecox) bis 17 (Asparagus Sprengeri) mal länger als breit sind, in der Länge etwa zwischen 70 (Acorus calamus und 850 μ (Asparagus Sprengeri) schwanken und Querwände besitzen, die horizontal oder wenig schräg liegen (Taf. II, Fig. 21). Die Querschnittsformen der so gestalteten Zellen sind bei Berücksichtigung der äusseren Konturen gewöhnlich 4—6-, manchmal auch 7—8- oder mehrseitig und isodiametrisch wie z. B. bei den Endodermzellen der mehrschichtigen einheitlichen Interkuten von Ananassa macrodontes (Taf. IV, Fig. 73), Phoenix dactylifera, Phragmites vulgaris (Taf. III, Fig. 62 in.), oder die Querschnittsformen sind radial gedehnt wie bei den Endodermzellen sehr vieler einschichtiger Interkuten, z. B. bei Agapanthus praecox, Anthurium Andraeanum, Acorus Calamus, Vincetoxicum officinale (Taf. III, Fig. 54 in.), Arum italicum. Im allgemeinen sind die Querschnittsformen der Interkutis-Endodermzellen grösser wie die der Wurzelhautzellen (Asparagus Sprengeri [Taf. III, Fig. 61 in.], Agapanthus praecox) oder doch mindestens ebenso gross; selten sind sie kleiner z. B. bei Arundinaria japonica (Taf. IV, Fig. 71 in.). Neben den rein prismatischen Formen mit graden Querwänden kommen auch andere Formen bei den Interkutis-Endodermzellen vor. Hin und wieder sind die Querwände der prismatischen Endodermzellen infolge der zwischen die letzteren eingeschobenen kegelstumpfförmigen Kurzzellen auf der ganzen Fläche oder nur auf einer radialen mittleren Partie halbcylindrisch nach dem Zellumen eingewölbt, so z. B. bei Agapanthus praecox, Anthurium Hookeri (Oudemans, 1861, Taf. II, Fig. 16), Ammocharis longifolia (Juel, 1884, S. 10). Ferner können die langen Zellen in der Mitte ausgebuchtet sein und erscheinen dann auf dem Tangentialschnitt annähernd elliptisch z. B. bei Clivia nobilis (Taf. II, Fig. 25 ez.) und Haemanthus puniceus (Juel, 1884, S. 9).

Ähnliche Form erlangen die anfänglich rein prismatischen Endodermzellen der Interkuten von Iris germanica durch die Wurzelkontraktion (Taf. III, Fig. 57).

Nach Juel (1884, S. 11) sind bei Rohdea japonica die ursprünglich parallelen radialen Längswände der Langzellen in älteren Teilen der Wurzel unregelmässig hin und her gebogen. Die Langzellen der Kurzzellen-Interkuten mancher Orchideenluftwurzeln sind oben und unten spitz ausgezogen. (Oudemans 1861, Taf. II, Fig. 15. Arachnanthe moschifera.)

Bekannt ist die Erscheinung, dass die Längswände der Zellen meist kleinwellig gebogen sind. Rimbach (1893, S. 407), in dessen Arbeiten man auch die übrige in Frage kommende Literatur findet, hat zuletzt das Zustandekommen dieser Wellung untersucht und ist zu dem Ergebnis gelangt, dass die Ursache der Wellung die Kontraktion der Wurzel ist.

Die Membranen der Interkutis-Endodermzellen sind mitunter äusserst dünn, so dass sie die Dicke der Wurzelhautwände nicht erreichen oder nur wenig übertreffen. Es ist dies gewöhnlich der Fall bei den Endodermzellen einschichtiger einheitlicher Interkuten, z. B. bei denen von Helianthus annuus (0,45 μ dicke Wände), Calla palustris (0,5—0,6 μ dicke Wände), Hydrosme Rivieri (0,5—0,6 μ dicke Wände), Zea Mais (0,63 μ dicke Wände), Galeopsis ochroleuca (0,5—0,6 μ dicke Wände) (Taf. II, Fig. 23 in., Taf. III Fig. 53 in.), kommt aber auch bei Kurzzellen-Interkuten und mehr-

schichtigen Interkuten vor. So sind z. B. die Membranen der Langzellen bei Vincetoxicum officinale 0,5—0,6 μ (Taf. III, Fig. 54 in.), bei Iris germanica (Wurzelzweige) 0,5 μ, Acorus Calamus 0,6 μ, Anthurium Andraeanum 0,75—1 μ dick. Bei Agapanthus praecox, Crinum amabile (junge Wurzelzone), Crinum giganteum (junge Wurzelzone), Eucharis amazonica, Haemanthus Lindeni, Lycoris radiata, Hymenocallis cariboea, Vallota purpurea (Taf. I, Fig. 17 in.) sind die Wände der Interkutiszellen dünner wie die der Wurzelhaut. Auch die Langzellen der Interkuten einzelner epiphytischer Orchideen sind dünnwandig, (Cattleya crispa, Brassia maculata, Zygopetalum crinitum, Acropera Loddigesii nach Leitgeb (1865, S. 199), Oncidium sphacelatum nach Janczewsky (1885, S. 57), Microstylis Scottii, Eria ornata, Thunia Marshalliana, Dendrobium nobile nach Meinecke (1894, S. 174, 196).

Relativ dünne Wände haben ferner die Membranen der mehrschichtigen einheitlichen Interkuten von Canna indica (1 μ, Taf. IV, Fig. 67 in.) und Hedychium Gardnerianum (1,3 μ, Taf. IV, Fig. 79, 80 in.). Bei mehrschichtigen Interkuten (Hemerocallis) kann es vorkommen, dass die äusseren Endodermzellen relativ dünne, die inneren Zellen relativ dicke Wände führen, eine Erscheinung, die ich nochmals bei der Besprechung der Celluloselamelle zu erwähnen habe. Nicht selten sind die Wände der Interkutis-Endodermzellen von beträchtlicher Dicke und zwar ist dann entweder die Membran auf allen Seiten der Zelle gleichmässig verdickt oder es sind nur die an der Aussen- oder Innenseite der Zellen liegenden Wandteile verstärkt. Im letzteren Falle besitzen die Radialwände meist keilförmige Querschnittsform. Allseitig gleichmässig verdickte Wände besitzen namentlich die Endodermzellen der mehrschichtigen Interkuten und zwar sind hier, wie oben erwähnt, die Zellen der Innenschichten besonders dick, so z. B. bei Ananassa macrodontes (Taf. IV, Fig. 73), Asparagus officinalis, Asparagus plumosus, Hemerocallis fulva, Iris germanica (Nebenwurzeln in der Kontraktionszone bis 2 μ dicke Interkutenwände), Phoenix dactylifera (Interkutenwände der Keimwurzeln bis 2,4 μ dick), auch bei der Honduras-Sarsaparille (A. Meyer 1881, S. 284). Bei Ananassa macrodontes sind die innersten Endodermzellen der mehrschichtigen Interkuten fast bis zum Schwinden des Lumens verdickt. Allseitig gleichmässig verdickt sind auch die Langzellen mancher Kurzzellen-Interkuten, z. B. die der Interkuten von Iris sibirica, Iris spuria, Iris Güldenstaedtiana und Iris germanica, ferner die Langzellen der Luftwurzeln von Oberonia myriantha (verdickt bis fast zum Schwinden des Zellumens) nach Leitgeb (1865, S. 199), Coelogyne fuliginosa, Dendrobium chrysanthum, Cattleya guttata nach Meinecke (1894, S. 196).

Die aussenseitige Verdickung der Endodermzellen findet sich besonders häufig bei den Kurzzellen-Interkuten der epiphytischen Orchideen. Von 60 Arten derselben, welche Meinecke (1894, S. 196) untersuchte, hatten 40 aussenseitig verdickte Langzellen. Seltener sind bei den letzteren nur die Aussenwände allein verdickt (Dendrocolla teres, Renanthera matutina nach Leitgeb (1865, S. 199); häufiger ist es, dass die Verdickung in annähernd gleicher Stärke von den Aussenwänden auf die Radialwände übergreift, aber nur bis zur Mitte derselben oder wenig darüber hinausreicht, so dass die innere Längszone der Radialwände relativ dünn bleibt [Camaridium ochroleucum (Leitgeb 1865, S. 199)]. Die dünne Zone der Radialwände tritt nach Janczewsky (1885, S. 61, Taf. IV, Fig. 8) besonders deutlich in Erscheinung bei den aussenseitig verdickten Langzellen von Sarcanthus rostratus, weil bei diesen sogar die Innenwände etwas dicker sind wie die genannten Zonen der Radialwände. Noch auffallender sind in dieser Beziehung die Langzellen von Angraecum eburneum, Octomeria graminifolia und Aerides odoratum, deren Verdickungsmodus am besten hier erwähnt wird. Bei den drei genannten Arten ist nur ein relativ schmaler mittlerer Längsstreifen der

Radialwände dünn geblieben, während alle übrigen Wandteile stark verdickt sind (Meinecke 1894, S. 197).

Bei den Kurzzellen-Interkuten der Erdwurzeln scheint die aussenseitige Verdickung der Endodermzellen seltener zu sein; ich fand sie nur bei Aspidistra elatior, wo die Langzellen relativ dicke Aussenwände und kräftige Radialwände von keilförmigem Querschnitt besitzen (Taf. III, Fig. 50, 51 in.).

Etwas häufiger scheinen aussenseitige Verdickungen bei den einheitlichen Interkuten der Erdwurzeln zu sein; sie finden sich bei den einschichtigen Interkuten von Arundinaria japonica (Taf. II, Fig. 42) und Sorghum vulgare, ferner nach A. Meyer (1881, S. 15 und 18) bei den Wurzeln einzelner Smilaxarten (Veracruz-Sarsaparilla), bei Phyllostachys mitis und Phyllostachys bambusoides nach Shibata (1900, S. 444, Taf. XXIII, Fig. 24, 25).

Innenseitige Verdickung, bei welcher die innere Tangentialwand und ein Teil der Radialwände verdickt sind, scheint relativ selten zu sein. Meinecke (1894, S. 197) hat innenseitig verdickte Langzellen bei den Luftwurzeln von Epidendron equitans und Epidendron auritum beobachtet. Sauvageau (1889[III], S. 175) gibt innenseitige Verdickung für die einschichtige Interkutis von Cymodocea aequorea an; ich selbst fand innenseitig stark verdickte Endodermzellen bei der einschichtigen einheitlichen Interkutis von Saccharum officinarum (Taf. II, Fig. 41 in.).

Leitgeb (1865, S. 199) weist darauf hin, dass bei allen von ihm untersuchten Orchideen die Verdickung der Langzellen zunimmt mit dem Alter der Zellen. Janczewsky (1885, S. 55) fand bei vier untersuchten Orchideen, dass die Erdwurzeln schwächer verdickte Langzellen führen wie die Luftwurzeln der gleichen Pflanze. Dagegen gibt Meinecke (1894, S. 176) an, dass bei Grammatophyllum speciosum die Interkutiszellen der Luftwurzeln stärkere Verdickung führen, wie die der Erdwurzeln. Von Interesse ist auch, dass nach Janczewsky (1885, S. 70, 71) bei den dorsiventralen Luftwurzeln von Aeranthus fasciola die Aussenwände der Langzellen an der dem Substrat anliegenden Seite dünner bleiben wie die Langzellenaussenwände der Wurzelrückenseite, an welcher das Velamen abgestossen wird. Nach Meinecke (1894, S. 196) erfolgt übrigens auch bei Chysis bratescens die Verdickung der Langzellen nur dort, wo das Velamen verletzt ist.

Betrachten wir nun die Tüpfelung der in den Interkuten vorkommenden Endodermzellen. Ganz allgemein ist nach Leitgeb (1865, S. 199) zu beobachten, dass die tangentiale Aussenwand der Interkutis-Langzellen epiphytischer Orchideen nicht getüpfelt ist. Auch von späteren Beobachtern wird für die Aussenwand Fehlen der Tüpfelung angegeben, auch in den Fällen, wo auf der Velamenseite dieser Wand, wie bei Rodriguezia venusta, Angrecum ornithorrhynchum (Palla 1889, S. 202) Tüpfel liegen. Ob die gleiche Gesetzmässigkeit bezüglich der Langzellenaussenwand auch bei den Kurzzellen-Interkuten der Erdwurzeln vorkommt, habe ich nicht genau untersucht. Auffallende Tüpfelung der betreffenden Wände ist mir jedenfalls nicht zu Gesicht gekommen. Dagegen fand ich an der stark verdickten Aussenwand der Endodermzellen der einheitlichen Interkutis von Arundinaria japonica viel elliptische Tüpfel, die in einer oder in zwei geraden Längsreihen übereinander liegen und sich auch auf den Querwänden vorfinden (Taf. II, Fig. 21, 42 t.). Bevorzugt sind in der Tüpfelung der Endodermzellen der Kurzzellen-Interkuten jedenfalls die radialen Längswände. Diese sind bei den Interkuten der Luftwurzeln epiphytischer Orchideen öfters mit relativ grossen, elliptischen, schief stehenden, gekreuzten Tüpfeln versehen, z. B. bei Cyrtochilum bictoniense, Trigonidium Egertonianum, Liparis longipes, Odontoglossum bictoniense nach Leitgeb (1865, S. 199), ferner bei Barkeria melanocaulon und Houlletia Brocklehourstiana nach Meinecke (1894). Ähnliche Bedeutung

wie diese Tüpfelung könnten die schon erwähnten dünnen Längszonen von Angraecum eburneum, Octomeria graminifolia und Aerides odoratum haben. Die tangentiale Innenwand der Langzellen führt Tüpfel bei Cattleya Mossiae, Gongora Jaenischii, Angraecum eburneum nach Leitgeb (1865, S. 199) und Meinecke (1894, S. 185), ferner nach meinen Beobachtungen auch bei Clematis recta (Taf. II, Fig. 45). Rundliche oder elliptische Tüpfel besitzen auch die dicken tangentialen Innenwände der einschichtigen einheitlichen Interkuten von Saccharum officinarum (Taf. II, Fig. 41). In einzelnen Fällen sind die den Kurzzellen benachbarten Querwände der Langzellen getüpfelt, so bei Sobralia decora und Sobralia macrantha nach Leitgeb (1865, S. 199) und bei Laelia autumnalis nach Meinecke (1894, S. 164).

Bei den Endodermzellen der mehrschichtigen Interkuten fand ich Tüpfel auf allen Wänden: bevorzugt in der Tüpfelung schienen hier die Querwände. Die betreffenden Tüpfel sind gewöhnlich rundlich bis spaltenförmig. Zu nennen sind an dieser Stelle die Endodermzellen der mehrschichtigen Interkuten von Phragmites communis, Ananassa macrodontes, Hemerocallis fulva, Iris germanica und Iris pumila.

Die Wände der Interkutis-Endodermzellen sind, wie zuerst v. Höhnel (1877, S. 638) zeigte, als „verkorkt“ (siehe S. 7) zu bezeichnen[1]); sie können in den Fällen, wo sie sehr dünn sind, optisch einheitlich erscheinen. Meist aber lässt sich an ihnen eine relativ dünne, stark lichtbrechende, mittlere Lamelle, und eine sekundäre, oft dicke und geschichtete Lamelle (Taf. II, Fig. 42 vm. und c.) unterscheiden. Die erstgenannte Membranschicht ist die aus der Vereinigung von Mittellamelle und Suberinlamelle entstandene „verkorkte mittlere Lamelle“ (A. Meyer 1898, S. 22), die zweitgenannte die Celluloselamelle (Celluloseschlauch) im Sinne v. Höhnels (1877, S. 529). Nur bei den Wänden der mehrschichtigen Interkutis von Canna, (an denen man bei Beobachtung mit Immersion ebenfalls eine mittlere Lamelle von einer das Zellumen begrenzenden Lamelle unterscheiden kann), ist die mit Immersion deutlich erkennbare mittlere Lamelle augenscheinlich die Mittellamelle. Sie ist quellungsfähig, besitzt weniger starkes Lichtbrechungsvermögen als die angrenzende Lamelle und erscheint bei hoher Einstellung als feiner Strich, der sich an den Zellkanten zwickelartig verbreitert.

Die Lamellenstruktur der Endodermzellwände der Interkuten ist zuerst von v. Höhnel (1877, S. 638, 639), zuletzt von van Wisselingh (1886, S. 6 und f.) genauer untersucht worden. Bezüglich der Mittellamellen, welche hier zunächst besprochen werden sollen, gibt van Wisselingh (1886, S. 10) an, dass sie bei ein- und mehrschichtigen Interkuten dort, wo sie zwischen zwei Endodermzellen liegen, verholzt seien. Verholzt nennt van Wisselingh die Lamellen deswegen, weil sie in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich sind und sich mit Phloroglucin-Salzsäure röten. Die Verholzung ist nach van Wisselingh (1886, S. 10) gewöhnlich am stärksten an den Mittellamellen der Aussenseite, seltener an denen der Innenseite (Iris pallida, van Wisselingh 1886, S. 10). Der Grad der Verholzung der an der Grenze der Interkutis („à la limite de l'endoderme) liegenden Mittellamellen ist nach van Wisselingh (l. c.) wahrscheinlich abhängig von der stofflichen Natur der Wände der benachbarten Zellschichten. Besitzen die letzteren Zellulosewände, so soll die Verholzung der an der Grenze liegenden Mittellamellen der Interkutis schwächer sein, als in den Fällen, wo unter der Interkutis verholzte Zellschichten oder Korkschichten liegen. Von besonderem Interesse ist, dass van Wisselingh (1886, S. 8) in keinem Falle an der Mittellamelle eine Membranstelle fand, wie sie der Erscheinung des Casparischen Punktes zugrunde liegt.

[1]) Auf Siedlers (1892, S. 410) unbrauchbare Angaben gehe ich nicht ein.

Nach meinen Beobachtungen ist die Mittellamelle der Interkutis-Endodermzellen eine dünne, an den Zellkanten kleine massive Zwickel bildende Membranschicht (Taf. I, Fig. 1, m.), welche am besten durch Behandlung der Membran mit Eau de Javelle und Kalilauge oder mit Schulzes Gemisch sichtbar zu machen ist. Die durch die genannten Reagentien isolierte Lamelle färbt sich nach dem Auswaschen mit Wasser mit Chlorzinkjod meist nur ganz schwach blau; bei den Zellen der mehrschichtigen Interkutis von Ananassa macrodontes färbt sie sich intensiv blau in ihren Randzonen, während ihre Mittelschicht fast farblos bleibt. An der unveränderten Membran färbt sich die Mittellamelle meist rot mit Phloroglucin-Salzsäure. Die Rötung erstreckt sich entweder auf die Mittellamellen aller Wände einer Zelle (Zellen der einschichtigen einheitlichen Interkutis von Panicum crus galli, Hydrosme Rivieri, Langzellen von Anthurium Andraeanum, Aspidistra elatior und Crinum amabile, Endodermzellen der gemischten Interkutis von Iris germanica), oder sie kommt nur an den Mittellamellen der Aussenwände und Radialwände zustande, (Endodermzellen der einschichtigen Interkutis von Helianthus annuus) oder sie tritt nur auf den Radialwänden auf (Endodermzellen der einschichtigen Interkutis von Galeopsis ochroleuca). Bei Iris germanica rötet sich an den aussenseitigen Zwickeln der Mittellamellen der Radialwände nur eine feine Randzone, während die mittlere Zwickelmasse ungefärbt bleibt. Die Mittellamellen röten sich nicht in allen Fällen mit Phloroglucin-Salzsäure, wie man nach der Darstellung van Wisselinghs (1886, S. 10) annehmen könnte. In manchen Fällen habe ich auf die Phloroglucin-Reaktion bei der Mittellamelle nicht besonders geachtet; öfters aber konnte ich bei angestrengter Beobachtung nicht entscheiden, welcher Lamelle der Membran die Rötung zukam. Sicher tritt eine solche nicht ein bei den Mittellamellen der mehrschichtigen Interkuten von Canna indica und Hedychium Gardnerianum.

Oft ist die Mittellamelle auf allen Seiten der Zelle unlöslich in konz. Schwefelsäure, z. B. bei den Nebenwurzeln von Ananassa macrodontes, an den Basalzonen der Stützwurzeln von Zea Mais etc. In anderen Fällen bestehen die Mittellamellen wenigstens an den Tangentialwänden aus schwefelsäurelöslichen Substanzen. Nach van Wisselingh (1886, S. 10) scheint dies häufig vorzukommen bei den Mittellamellen der inneren Tangentialwände von Kurzzellen-Interkuten, die direkt an Parenchymzellen mit Cellulosewänden angrenzen. Bei den Endodermzellen der mehrschichtigen Interkuten von Canna indica und Hedychium Gardnerianum besteht die Mittellamelle streckenweise aus Stoffen, die in konz. Schwefelsäure leicht verquellen. Legt man Querschnitte der Interkuten der beiden Pflanzen in Schwefelsäure, so verquellen bei Canna die genau tangential stehenden Interkutiswände sofort gleichmässig zu einer in ihren Mittelpartien farblosen, an den tangentialen Rändern von einer gelblichen, stärker lichtbrechenden Lamelle begrenzten Schicht, während die Radialwände und einzelne schräg zum Radius des Wurzelquerschnitts stehende Wände zunächst homogen und nur infolge einer durch die Schwefelsäure verursachten starken Wellung der Wand auf dem Querschnitt etwas verbreitert erscheinen (Taf. II, Fig. 39). Nach längerer Einwirkung der konz. Schwefelsäure werden an den wenig gequollenen Radialwänden drei Lamellen sichtbar, eine mittlere, relativ dünne und zwei seitliche, stärker lichtbrechende, mit den gelblichen Randschichten der gequollenen Tangentialwände korrespondierende Lamellen. Bei Hedychium Gardnerianum erfolgt die Schwefelsäurequellung der Membran in der Weise, dass die tangentialen und viele schräg zum Radius stehenden Wände an mehreren, neben einander liegenden Stellen blasenförmig aufgetrieben werden (Taf. II, Fig. 37). Die Mittelpartien der gequollenen Stellen sind auch hier farblos, die Randschichten bräunlich. Die Zwickel der Interkutiszellen von Hedychium (Taf. II, Fig. 37 z.) werden durch die Schwefelsäure in ihrer ganzen Masse stark ge-

bräunt, ohne dass Quellungserscheinungen an ihnen eintreten. Ganz ähnliche Quellungen wie bei Hedychium bewirkt konz. Schwefelsäure an den Mittellamellen der Tangentialwände einzelner Endodermzellen der mehrschichtigen Interkutis von Phoenix dactylifera (Keimpflanze, Taf. II, Fig. 27). In anderen Fällen ist eine Quellung der Mittellamelle zwar nicht direkt zu beobachten, wohl aber bewirkt die Schwefelsäure eine Trennung von Mittellamelle und Suberinlamelle. Bei Phragmites communis (Wasserwurzeln) tritt diese Erscheinung an der äusseren und der inneren (Taf. II, Fig. 29), bei Arundinaria japonica nur an der äusseren Tangentialwand ein.

In konz. Chromsäure sind in selteneren Fällen die Mittellamellen auf allen Seiten einer Zelle unlöslich. Manchmal werden nur die Mittellamellen der Tangentialwände, mitunter auch die aller Wände von Chromsäure gelöst, was durch Auseinanderfallen benachbarter Suberinlamellen sichtbar wird. Bei dem letzten der drei eben genannten Fälle sind die Mittellamellen der Radialwände meist schwerer löslich als die der Tangentialwände. Im allgemeinen bestehen also mindestens die Mittellamellen der Radialwände aus Stoffen, die gegen Chromsäure mehr oder minder widerstandsfähig sind. Als Beispiel für die genannten Fälle sind zunächst zu nennen die Endodermzellen der mehrschichtigen Intercutis von Ananassa macrodontes, deren mittlere Lamellen in Chromsäure ganz unlöslich sind. Höchstwahrscheinlich gilt dasselbe auch für die Interkutiszellen vieler anderer Bromeliaceen, deren Wurzeln nach Schimper (1884, S. 326) eine völlig verkorkte Aussenrinde besitzen.

Der zweite der oben genannten Fälle, bei dem nur die Mittellamellen der Radialwände auf der ganzen Wandfläche oder nur auf einem mittleren Wandstreifen chromsäureunlöslich sind, kommt vor bei den Zellen der einschichtigen einheitlichen Interkuten von Arundinaria japonica, Zea Mais, Trapa natans, Galeopsis ochroleuca, Caladium hybridum hortorum, ferner bei den Endodermzellen der mehrschichtigen Interkuten von Phoenix dactylifera, Phragmites communis, Hedychium Gardnerianum und vielleicht auch bei den Langzellen von Anthurium Andraeanum. Die Mittellamellen der Radialwände waren bei der letztgenannten Pflanze nach 30 Minuten, bei Caladium hybridum nach 60 Minuten, bei Phragmites communis nach 6 Stunden langem Liegen in Chromsäure noch ungelöst. Die in Chromsäure unlösliche Zone der Mittellamelle der Radialwand erstreckt sich bei Arundinaria und Phragmites auf die Breite der ganzen Wand mit Einschluss der Zwickel (Taf. II. Fig. 30), bei Caladium hybridum auf die Breite der Radialwand mit Ausschluss der Zwickel. Bei Arundinaria und Phragmites sind auch die Mittellamellen der Tangentialwände an schmalen Stellen relativ schwer löslich in Chromsäure, worauf ich bei Besprechung der Suberinlamelle noch zurückkommen muss. (Taf. II, Fig. 30 kn.). Bei Hedychium Gardnerianum (Taf. II, Fig. 31) ist die Mittellamelle nur bei einer mittleren breiten Zone der Tangentialwände und vereinzelter Radialwände löslich in Chromsäure.

Die Mittellamellen gehen auf allen Seiten der Zelle in Lösung bei den Kurzzellen-Interkuten von Eucharis und Vincetoxicum officinale, bei den einheitlichen Interkuten von Hydrosme, Helianthus und Hemerocallis. Die Lösung erfolgt bei Eucharis und Helianthus früher wie bei Vincetoxicum, Hydrosme Rivieri (nach 30 Minuten) und Hemerocallis (nach 60 Minuten). Beachtenswert ist dabei, dass die Mittellamellen an den Radialwänden bei Eucharis, Vincetoxicum und Hydrosme (Nebenwurzeln) auf der ganzen Fläche der Wand, bei Helianthus annuus auf einem mittleren breiten, nicht an die Zwickel heranreichenden Streifen schwerer löslich sind als die Mittellamellen der Tangentialwände. Besonders interessant sind die Erscheinungen, welche an den Mittellamellen junger Nebenwurzelzweige von Hydrosme Rivieri bei Behandlung mit Chromsäure auftreten. Es zeigt sich dabei an

einer der inneren Tangentialwand genäherten Stelle der quergeschnittenen Membran eine knopfartige, dunkle Verdickung. An der Stelle derselben bleiben die benachbarten Suberinlamellen am längsten zusammenhaften. Diese in Chromsäure auffallend hervortretende Wandpartie färbt sich an der unveränderten Membran mit Sudan gleichmässig und stärker rot wie alle übrigen Teile der Zellwand (Taf. II, Fig. 22 pa.)

Nach kurzer Eau de Javelle-Behandlung nimmt die fragliche Stelle der Radialwand allein Sudanfärbung an. Nach diesen Reaktionen zu urteilen, ist die Mittellamelle der Interkutis-Endodermzellen in einigen Fällen als verholzt zu bezeichnen (Panicum crus galli, Anthurium Andraeanum, Iris germanica, Helianthus annuus; bei den Endodermzellen anderer Interkuten ist sie auf allen Seiten der Zelle (Ananassa macrodontes) oder nur an den Radialwänden kutisiert (Phragmites communis, Arundinaria japonica, Zea Mais, Phoenix dactylifera, Caladium hybridum, vielleicht auch Galeopsis ochroleuca). Neben dem Kutisierungsprozess scheint bei den genannten Gramineen, bei Phoenix und Galeopsis auch eine Verholzung der Mittellamelle erfolgt zu sein. Als kutisiert dürfte auch ein den inneren Tangentialwänden naheliegender Längsstreifen der radialen Interkutiswände der Nebenwurzelzweige von Hydrosme Rivieri (Taf. II, Fig. 22 pa.) wegen seiner schweren Löslichkeit in Chromsäure und der Färbbarkeit durch Sudan III anzusehen sein.

Aus den besprochenen Tatsachen geht jedenfalls hervor, dass bei den Endodermzellen mancher Interkuten die Korkstoffe so angeordnet sind, dass die Zellen ein Gewebe bilden können, welches in seiner ganzen Tangentialfläche keine Stelle besitzt, die in radialer Richtung ohne Korkstoffeinlagerung ist.

Die Suberinlamelle der Interkutis-Endodermzellen ist, wie schon v. Höhnel (1877, S. 639) und van Wisselingh (1886, S. 9) erwähnen, stets relativ dünn. Sie ist bei keiner der von mir untersuchten Pflanzen dicker als 1 μ. Nach van Wisselingh (1886, S. 9) ist sie bei Veratrum album, Funkia ovata, Tornelia lacirata auf der Aussenseite der Zelle etwas dicker als auf der Innenseite. Es scheint dies bei den Endodermzellen der Kurzzellen-Interkuten, welche innen an Parenchymzellschichten angrenzen, häufiger zu sein. Die Suberinlamellen der Endodermzellen mehrschichtiger Interkuten sind nach meinen Beobachtungen an allen Stellen der Wände gleich dick. Bei Phragmites communis erscheinen die Suberinlamellen auf Querschnitten an vereinzelten Stellen der Tangentialwände mit lokalen, relativ schmalen Verdickungen versehen. Die letzteren werden aber erst sichtbar, wenn die Zellen in Chromsäure liegen. Es treten dann an den Tangentialwänden deutlich schmale Zonen auf, an welchen die benachbarten Suberinlamellen zweier Zellen länger zusammenhaften bleiben als an den übrigen Stellen der Tangentialwände. Wenn nach längerer Zeit die Suberinlamellen der Tangentialwände völlig auseinanderweichen, zeigen sie sich an den Haftzonen etwas in der Richtung nach der Mittellamelle verdickt (Taf. II, Fig. 30 kn.). Ähnliche lokale Verdickungen treten unter den gleichen Verhältnissen auch an den Suberinlamellen der tangentialen Innenwände der einheitlichen einschichtigen Interkutis von Arundinaria japonica auf. Soweit sich beobachten lässt, werden die Suberinlamellen, wie auch aus van Wisselinghs Darstellung (1886, S. 8 und S. 14) hervorgeht, stets simultan auf allen Punkten des Zellumfangs angelegt und zwar anscheinend in der Weise, dass der primären, noch relativ dünnen Lamelle (die Mittellamelle) allseitig Korkstoffe durch Apposition aufgelagert werden. In der Suberinlamelle der älteren Endodermzellen der Interkuten konnte ich eine Cellulosegrundlage nicht nachweisen (vergl. van Wisselingh 1888, S. 8); die Suberinlamelle besteht also sicher grösstenteils, vielleicht auch ganz aus Korkstoffen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass die Suberinlamelle in der ersten Anlage manchmal nur eine kutisierte

Lamelle ist und dass die Kohlehydratgrundlage derselben durch allmähliche Neueinlagerung von Korkstoffen nach und nach so auseinandergezerrt wird, dass sie schliesslich mit unseren bisherigen Hilfsmitteln nicht mehr nachzuweisen ist. Darauf könnten Strukturen deuten, die ich bei Hydrosme Rivieri beobachtete. Die Interkutiszellen der jüngsten Wurzelzweige dieser Pflanze besitzen äusserst zarte Membranen, die sich mit Sudanglycerin schwach rot, mit Kalilauge gelblich färben und beim Erhitzen mit Sudanglycerin wenige kleine rotgefärbte Kügelchen austreten lassen. Nach diesen Reaktionen sind Korkstoffe in der Membran vorhanden; behandelt man nun die Wände mit Eau de Javelle und färbt dann mit Chlorzinkjod, so erscheint die Mittellamelle der Wand blaugefärbt. Nach dem Zellumen aber liegt auf der Mittellamelle ein äusserst zartes, fast farbloses, manchmal höchstens ganz schwach gelblich gefärbtes Häutchen, welches streckenweise von der blau gefärbten Schicht losgelöst erscheint. Dieses Häutchen ist vielleicht als eine Kohlehydratgrundlage der jungen Suberinlamelle anzusehen, denn aus Korkstoffen scheint es nicht zu bestehen, weil es sich weder mit Chlorzinkjod noch mit Sudan III färbt und weil es in Chromsäure löslich ist. Ältere Interkutiszellen von Hydrosme besitzen eine chromsäureunlösliche Suberinlamelle, die alle für die Suberinlamellen typischen Reaktionen gibt.

In ihrem jüngsten Stadium scheint die Suberinlamelle direkt an den Protoplasten zu grenzen; sehr frühzeitig aber wird eine Celluloselamelle auf sie aufgelagert. So liegt z. B. bei ganz jungen, kaum 1 Centimeter von der Wurzelspitze entfernten Langzellen der Kurzzellen-Interkutis von Eucharis amazonica über einer äusserst dünnen Suberinlamelle schon ein sehr zartes Cellulosehäutchen, welches erst durch Anwendung von Reagentien (Eau de Javelle und Kalilauge) sichtbar zu machen ist. Da die Suberinlamellen mit zunehmendem Alter der Zellen hier noch etwas dicker werden, so ist es wahrscheinlich, dass noch Korkstoffe in die Suberinlamellen eingelagert werden, wenn sie schon von einer Celluloselamelle bedeckt sind. Diese später eingelagerten Stoffe müssten dann vom Protoplasten aus durch die Celluloselamelle hindurch wandern. Es ist möglich, dass dieser Prozess weiter verbreitet ist; nach meinen Beobachtungen scheint er aber nicht mehr stattzufinden, wenn die Celluloselamellen etwas dicker und ohne Reagentien unterscheidbar geworden sind.

In allen untersuchten Fällen zeigten sich die mit Chromsäure behandelten Suberinlamellen noch ungelöst, wenn alle anderen Lamellen des Präparates in Lösung gegangen waren. Bei Phragmites (Wasserwurzeln) waren die Suberinlamellen nach 6 Stunden von Chromsäure noch nicht gelöst. Bei der v. Höhnelschen Kaliprobe (1877, S. 522) reagieren die Suberinlamellen nicht alle gleichmässig. Die Körnelung der Lamelle erfolgt leichter, wenn Eau de Javelle vorgewirkt hat. Bei Anwendung des genannten Reagenzes entstehen Korkstoffseifen in Form der bekannten kugel- oder ballenförmigen Massen relativ leicht bei Anthurium Andraeanum, Asparagus Sprengeri, Asparagus officinalis, Eucharis amazonica, Iris germanica, Lycoris radiata, Hymenocallis cariboea, schwerer bei Phoenix dactylifera. In einzelnen Fällen, z. B. bei Eucharis amazonica, scheinen sich die Suberinlamellen junger Zellen leichter in schwerlösliche Seifen umzuwandeln als die Suberinlamellen älterer Zellen. Öfters konnte ich mit Kalilauge Körnelung nicht erhalten; es schienen sich in den betreffenden Fällen die Suberinlamellen in der erhitzten Kalilauge zu lösen, z. B. bei jungen Zellen von Galeopsis ochroleuca und Helianthus annuus, Hedychium Gardnerianum, Hydrosme Rivieri. Interessant ist das Verhalten der Suberinlamellen bei erhöhter Temperatur. Die bei den Suberinlamellen nach den Angaben in der Literatur (v. Höhnel 1877, S. 577, van Wisselingh 1888, S. 7 und 1892, S. 18) seltene Eigenschaft, dass schmelzbare Körper unter den Substanzen der Suberinlamelle

vorkommen[1]), ist bei den Endodermzellen der Interkuten sehr verbreitet. Ich beobachtete, dass die Wände der letztgenannten Zellen bei sehr vielen Pflanzen kleine, sich rot färbende Kügelchen austreten lassen, wenn die Schnitte mit Sudanglycerin erwärmt werden (s. S. 10). Die betreffenden Kügelchen erscheinen — soweit ich beobachtete — stets nur an der Schnittfläche der Wand und liegen hier in perlschnurartiger Anordnung (Taf. I, Fig. 12, Taf. II, Fig. 40 sk.); sie lassen sich auch beim Erhitzen von Schnitten in Glycerin (s. S. 10) erhalten und treten nicht selten in beträchtlicher Menge und Grösse auf. Gleichwohl bilden sie bei den daraufhin untersuchten Interkutis-Endodermzellen nur einen Bestandteil der Suberinlamelle, da bei dem Schmelzprozess immer noch eine bei der angewandten Temperatur nicht schmelzende, sich mit Sudan III gleichfalls rötende Grundlage der Suberinlamelle erhalten bleibt und eine Isolierung der Mittellamelle und Celluloselamelle nicht erfolgt. Schmelzbare Korkstoffe fand ich in den Zellen der Kurzzellen-Interkuten von Anthurium Andraeanum, Aspidistra elatior, Ruscus aculeatus, Acorus Calamus, Epidendrum ciliare, Caladium hybridum hortorum, Vincetoxicum officinale, Allium Cepa, Monstera deliciosa, Hoya carnosa, bei den Endodermzellen der einheitlichen einschichtigen Interkuten von Hydrosme Rivieri, Arum italicum, Galeopsis ochroleuca, Globba marantina, Helianthus annuus, bei den Zellen der mehrschichtigen Interkuten von Canna indica, Hedychium Gardnerianum, Phragmites communis, Phoenix dactylifera und bei den Endodermzellen der gemischten Interkutis von Hemerocallis fulva. Bei der letztgenannten Pflanze hat schon van Wisselingh (1888, S. 8) die schmelzbaren Korkstoffe der Interkutis gefunden und angegeben, dass dieselben in Chloroform und Äther löslich seien. Es ist sehr wahrscheinlich, dass schmelzbare Korkstoffe in den Interkutis-Endodermzellen noch vieler anderer Pflanzen vorkommen; ich wurde auf die fragliche Eigenschaft erst im Verlaufe der Arbeit aufmerksam und konnte nicht mehr bei allen untersuchten Pflanzen die Interkutiszellen in dieser Richtung nachprüfen.

Auf die Suberinlamelle lagert der Protoplast noch eine in der Hauptsache aus Kohlehydraten bestehende Lamelle auf, die ich wie v. Höhnel (1877, S. 529) Celluloselamelle nennen will, obgleich sie nicht immer aus reiner Cellulose besteht. Nur selten scheint diese Lamelle nicht ausgebildet zu werden. van Wisselingh (1886, S. 7) hat sie nur bei den Endodermzellen der Interkuten von Aristolochia Clematitis und A. Serpentaria nicht auffinden können; sie fehlt auch den Endodermzellen der einheitlichen Interkutis von Comarum palustre. Die Dicke der Zellwand und die Form des Zellumens wird zum grössten Teil bedingt durch Dicke und Form der Celluloselamelle, weil die verkorkte mittlere Lamelle eine auf allen Seiten der Zelle gleichmässig dünne Wandschicht bildet. Die am Anfang des vorliegenden Kapitels stehende Zusammenstellung über Art und Vorkommen der Zellwandverdickungen gibt infolgedessen schon einigen Aufschluss über die Morphologie der Celluloselamelle. Ich verweise auf Seite 41—43. Mit Bezug auf das dort Gesagte will ich noch bemerken, dass die dicken Celluloselamellen manchmal deutlich geschichtet sind, z. B. bei Arundinaria japonica und Saccharum officinarum (Taf. II, Fig. 41, 42 c.). Die der Suberinlamelle zunächst liegende, älteste, sehr dünne Lamellenlage oder Lamelle hat van Wisselingh (1886, S. 7), wenn sie stark verholzt ist, mit dem von v. Höhnel (1877, S. 568) für analoge Wandschichten der Korkzellen gebrauchten Ausdruck „Zwischenlamelle“ bezeichnet. Sie soll nach van Wisselingh (1886, S. 8) vorhanden sein bei Menyanthes trifoliata, Convallaria majalis, Funkia ovata, Iris pallida,

[1]) An den Rhizomen von Convallaria majalis findet sich bisweilen ein bis drei Zellschichten starkes Periderm. Die Zellen des letzteren enthalten in Glycerin schmelzende Korkstoffe, ebenso der unter der Interkutis von Globba marantina entstehende Kork.

Hemerocallis Kwanso, Vanilla planifolia, Renanthera coccinea, Rodriguezia Barkeri. Nach Beseitigung der Suberinlamelle durch Kalilauge und Wasser und Färbung mit Jod und Schwefelsäure soll sich die Zwischenlamelle oft an der blau oder grünlich gefärbten Celluloselamelle als gelber oder brauner Saum bemerkbar machen. Die schon besprochene Tüpfelung erstreckt sich — soweit ich beobachten konnte — nur auf die Celluloselamelle, d. h. die Tüpfelkanäle reichen nur bis zur Suberinlamelle.

In den jüngsten Stadien ihrer Entwicklung scheinen die Celluloselamellen oft aus reiner Cellulose zu bestehen. Bei Aspidistra elatior und Iris sibirica färben sich nach meinen Beobachtungen noch relativ dicke Lamellen (bei Aspidistra noch in einer Zone von 8 cm Spitzenabstand) rein blau mit Chlorzinkjod. Mit zunehmendem Alter verändern sich die Celluloselamellen stofflich; sie röten sich dann sehr oft mit Phloroglucin-Salzsäure, färben sich hellbraun mit Chlorzinkjod, nehmen aber Sudanfärbung meist nicht an, so dass man die Lamellen in diesen Stadien als verholzt bezeichnen kann. Derartige verholzte Celluloselamellen finden sich bei Saccharum officinarum, Zea Mais, Trapa natans, Arundinaria japonica, Calla palustris, Panicum crus galli, Acorus Calamus, Asparagus Sprengeri, Hemerocallis fulva, Iris germanica, Aspidistra elatior u. a. Bei Arundinaria japonica und Phragmites communis quellen die verholzten Lamellen sehr stark in konz. Schwefelsäure, und bei Phragmites (Wasserwurzeln) erfolgt dabei schliesslich Lösung der Lamellen. Mitunter lässt sich an älteren Celluloselamellen eine deutliche Phloroglucin-Salzsäure-Rötung nicht erzielen, z. B. bei Phoenix dactylifera (junge Wurzeln der Keimpflanze) und Anthurium Andraeanum. Die Celluloselamellen bräunen sich bei diesen Pflanzen mit Chlorzinkjod und nehmen Sudanfärbung nicht an.

Kutisierte Celluloselamellen kommen bei Ananassa macrodontes und wahrscheinlich (Schimper, 1884, S. 326) noch bei vielen anderen Bromeliaceen vor.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Protoplasten der Interkutis-Endodermzellen. Die älteren Beobachter (Chatin 1856, S. 9, Oudemans, 1861, S. 25) hielten die Endodermzellen der Kurzzellen-Interkuten für plasmafreie Elemente. Leitgeb (1865, S. 200) gibt an, dass in den Langzellen „nie körnerartige Gebilde“ und nie ein Zellkern angetroffen werden. Weitere genauere Literaturangaben über die Protoplasten der Interkutis-Endodermzellen sind mir nicht bekannt. Olivier (1881, S. 58), Juel (1884, S. 5) erwähnen bei der Beschreibung der mehrschichtigen Interkuten die Protoplasten nicht.

Nach meinen eigenen Beobachtungen lassen allgemein die Protoplasten der in den Interkuten liegenden Endodermzellen dünne wandständige Cytoplasmaschläuche, die meist eine grosse zentrale Zellsaftvakuole umschliessen, und den einer Wand anliegenden Zellkern erkennen. Letzterer ist bei den darauf untersuchten Pflanzen 5 μ (Phragmites) bis 10 μ (Hydrosme Rivieri) gross. Es ist oft schwierig die dünnen Plasmabeläge zu unterscheiden; es gelingt dies meist, wenn man an frischem Material Plasmolyse durch 10-proc. Kaliumnitratlösung herbeiführt. Auf das Vorkommen der Chromatophoren habe ich nicht geachtet; auffallend ist es, dass Stärkeeinschlüsse bei den bisher untersuchten Pflanzen sich in den Endodermzellen der Interkuten nie finden, auch nicht in den Fällen, wo das Rindenparenchym Stärke führt. Die zentrale Vakuole der Zellen enthält meist farblosen Zellsaft; nur bei Hemerocallis fulva fand ich letzteren gelb gefärbt.

In den in Rede stehenden Zellen liegen mitunter Sekrete, so z. B. aetherisches Öl bei Acorus Calamus, Acorus gramineus, Valeriana officinalis nach van Tieghem (1866, S. 175), Zacharias (1879, S. 621) und A. Meyer (1891, S. 218), Gerbstoffe bei Palmenwurzeln z. B. bei Interkuten von Chamaerops humilis, Caryota sobolifera, Dictyosperma aureum, Kentia exorrhiza, Archontophoenix Alexandrae, Rhopalostylis Baueri, Euterpe edulis, Hewea Belmoreana nach Micheels (1889,

S. 36, 38, 77, 80, 81, 88, 90), Sekrettropfen unbekannter Natur bei Smilax herbacea, Convallaria multiflora nach Juel (1884, S. 8), Convallaria latifolia (nach persönlicher Mitteilung von Herrn Professor Arthur Meyer). Nach meinen Beobachtungen kommen von Sekreten noch vor Raphiden von Kalkoxalat bei Ananassa macrodontes, Krystalle und sich mit Sudan rötende Kügelchen bei Ruscus aculeatus, Krystalle (wahrscheinlich von oxalsaurem Kalk) bei Vincetoxicum officinale. In einzelnen jungen Endodermzellen der Interkutis von Hedychium Gardnerianum finden sich in grosser Zahl 1—3 μ grosse, stark lichtbrechende Kügelchen, die in starker Molekularbewegung sind. Ausser diesen lassen sich in den Zellen oft noch 6—10 μ grosse Kugeln erkennen, die sich mit Jodjodkalium intensiv bräunen. In älteren Stadien sind derartige Zellen mit bräunlichen Massen erfüllt.

Bemerken muss ich noch, dass es mir in manchen Fällen nicht gelang, in den Endodermzellen alter Interkuten lebende Protoplasten nachzuweisen.

2. Die Kurzzellen der Interkuten.

Die älteren Beobachter hielten die Kurzzellen entweder für Spaltöffnungen oder Teile von Spaltöffnungsapparaten (Meyen 1830, S. 96 und 163, Schleiden 1845, S. 284), oder für offene zwischen den Langzellen liegende Hohlräume (Fockens 1857, S. 43). Oudemans (1861, S. 11) zeigte zuerst, dass die Kurzzellen lebende plasmareiche Zellen sind und Leitgeb (1865, S. 198) bestätigte diese Angabe. Später gab v. Höhnel (1877, S. 639) an, dass die Wände der Kurzzellen von Stanhopea insignis und Cyrtochilum stellatum schwächer verkorkt seien als die Wände der Langzellen, mitunter Korkstoffe überhaupt nicht enthalten. Zacharias (1879, S. 636) beschrieb zuerst eigenartig verdickte Aussenwände für die Kurzzellen von Valeriana officinalis und van Wisselingh (1886, S. 12) und Juel (1884, S. 8 und 10) zeigten, dass derartig verdickte Aussenwände häufiger vorkommen. van Wisselingh (1886, S. 11) wies ausserdem zuerst an einer grösseren Zahl von Interkuten nach, dass die Kurzzellen im allgemeinen Suberinlamellen nicht ausbilden.

Die Kurzzellen sind meist bedeutend kleiner als die Endodermzellen der Interkuten. Nur bei Hoya carnosa, Citrus triacantha, nach van Wisselingh (1886, S. 11) auch bei Aristolochia Clematitis und Aristolochia Serpentaria sind sie ebenso gross oder nur wenig kleiner als die Langzellen.

In einzelnen Fällen besitzen die Kurzzellen nahezu die Form von Würfeln oder kurzen vier- oder mehrseitigen Prismen, deren Längsachsen parallel zur Wurzelhauptachse liegen, z. B. bei Iris germanica, Caladium hybridum hort. u. a. In diesen Fällen sind die Kurzzellen auf dem Querschnitt kaum von den Langzellen zu unterscheiden (Taf. IV, Fig. 68 kz.). In anderen Fällen gleichen die Kurzzellen annähernd einem regulären Kegelstumpf, oder beiderseitig abgestumpften Doppelkegeln oder Doppelpyramiden, deren Längsachsen horizontal liegen. Kurzzellen von dieser Form finden sich u. a. bei Acorus Calamus, Agapanthus praecox, Clivia nobilis (Taf. III, Fig. 58 kz.), Crinum amabile (Taf. II, Fig. 32 kz.), Eucharis grandiflora (Taf. III, Fig. 55 kz.), Lycoris radiata, Hymenocallis cariboea, Vallota purpurea, Vincetoxicum officinale, ferner nach Leitgeb (1865, S. 198) und Meinecke (1894, S. 159, 164) die Kurzzellen vieler epiphytischer Orchideen.

Diese kegelförmigen Kurzzellen ragen, namentlich bei Erdwurzeln, mehr oder minder über die Aussenfläche der Interkutis hervor; manchmal greifen sie mit ihrem äusseren, geradezu haarartigen Teile in das Gewebe der Wurzelhaut tief ein, z. B. bei Crinum giganteum (Taf. III, Fig. 66 kz.). Die betreffende Aussenpartie wird entweder von der etwas gewölbten Basis der kegelstumpfförmigen

Zelle, so öfters bei Lycoris radiata und Haemanthus Lindeni (Taf. II, Fig. 24 kz), oder von einem kegel-, oder pyramidenförmigen Teil der Zelle gebildet, der oft weniger hoch und stärker abgestumpft erscheint als die zwischen den Endodermzellen liegende ähnlich geformte Zellpartie. Auf dem Wurzelquerschnitt erscheinen diese kegelförmigen Kurzzellen meist fünf- bis siebenseitig, dabei nach der Wurzelhaut zu abgerundet oder zugeschrägt, nach der Innenseite verjüngt (Taf. III, Fig. 55, 58 kz.). Auf dem radialen Längsschnitt besitzen die Zellen ähnliche Form. Auf tangentialen Längsschnitten, welche die Aussenseite der Interkutis dem Beobachter zuwenden, erscheinen die kegelförmigen Zellen bei hoher Einstellung entweder dreiseitig (Arachnanthe moschifera nach Oudemans (1861, Taf. 2, Fig. 15), Warszewiczella discolor nach Meinecke (1894, S. 182) und vereinzelt auch bei Anthurium Andraeanum) oder vierseitig und meist rechteckig, dabei entweder ebensolang oder wenig länger als breit, (Clivia nobilis Taf. II, Fig. 25 kz., Acorus Calamus), oder rundlich und dann entweder ebensobreit oder breiter als die Langzellen (Crinum amabile), nach Juel (1884, S. 8) auch bei Ruscus aculeatus, R. Hypoglossum, Amaryllis Belladonna, oder aber schmäler als die letzteren und dann von zwei derselben in der Längsrichtung umfasst. Der letztere Fall kommt vor bei Anthurium Hookeri nach Oudemans, 1861 (Taf. II, Fig. 16), bei Agapanthus praecox und Ammocharis longifolia nach Juel (1884, S. 10), ferner bei einzelnen Zellen von Philodendron bipennifolium nach van Wisselingh (1886, S. 13).

In allen bisher geschilderten Fällen sind die Kurzzellen auf dem Querschnitt grösser oder mindestens ebensogross als die Langzellen. Nach Meinecke (1894, S. 168) sind dagegen die Kurzzellen von Brassavola rhopallorrhachis und von Sobraliaarten auf dem Querschnitt kleiner als die Langzellen. Der Längendurchmesser der Kurzzellen schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen 20—50 μ (Acorus Calamus) und 120—180 μ (Nebenwurzeln von Iris germanica).

In Hinsicht auf die physiologische Deutung erscheint es mir zweckmässig zu sein, die Kurzzellenwände zusammen mit den angrenzenden Membranverdickungen der Wurzelhaut zu besprechen, weil bei einer derartigen Darstellung die beachtenswerte Tatsache zu Tage tritt, dass bei einer grossen Zahl von Pflanzen die äussere Tangentialwand der Kurzzellen entweder auf der Wurzelhautseite oder der Interkutisseite mechanisch relativ stark gefestigt ist. Gehen wir von dem eben erläuterten Gesichtspunkt aus, so können wir drei Typen der Wandverdickung bei den Kurzzellen feststellen:

1. Die den Kurzzellen zugehörige Lamellenschicht ist auf allen Seiten der Zelle gleichmässig zart und auch die den Kurzzellen angrenzende Lamellenschicht der Wurzelhaut ist dünn. Meist gleichen in diesen Fällen die Kurzzellen auf dem Querschnitt äusserlich fast völlig den Langzellen, z. B. bei Caladium hybridum hortorum (Taf. IV, Fig. 68 kz.), Iris germanica, Asparagus Sprengeri, (Taf. I, Fig. 6 kz.).

2. Der zweite Verdickungsmodus findet sich namentlich bei den Kurzzellen der Luftwurzeln epiphytischer Orchideen und Araceen. Die vom Protoplasten der Kurzzelle angelegten Lamellenschichten sind ebenfalls auf allen Seiten der Zelle gleichmässig dünn, dagegen die an der Aussenseite der Kurzzelle liegenden Wandpartien, welche vom Protoplasten der angrenzenden Wurzelhautzellen erzeugt werden, von beträchtlicher Dicke. In schwacher Ausbildung ist eine derartige Membranverdickung schon über den Kurzzellen von Hemerocallis fulva (Taf. II, Fig. 46 kz.) zu sehen. Hier stossen an die Aussenwand einer Kurzzelle gewöhnlich ein odes zwei Radialwände von Aufzellen an; diese letztgenannten Wände bilden mit der Grenzwand zwischen Kurzzelle und Wurzelhaut relativ dicke Zwickel, welche — auf dem Querschnitt gesehen — sich an der Tangentialwand beider-

seitig in verdickte Zonen fortsetzen. Viel kräftiger, aber in den übrigen Punkten der ebenbeschriebenen gleich ist die Membranverdickung an der Aussenseite der Kurzzellen bei den Luftwurzeln von Anthurium Andraeanum (Taf. II, Fig. 36 kz.) und anderer Araceen. Bei Anthurium Andraeanum treten an der betreffenden Wandpartie nach Behandlung derselben mit Eau de Javelle und Chlorzinkjod deutlich Schichtungen (Taf. II, Fig. 36) hervor. Besonders stark und in ihrer Entstehungsweise wohl kaum wesentlich von der bei Anthurium Andraeanum vorliegenden verschieden ist die in der Literatur (Oudemans, 1861, S. 7, van Tieghem 1866, S. 166) wiederholt beschriebene Verdickung an der Aussenseite der Kurzzellen von Anthurium Hookeri. Vielleicht gehören hierher auch die Kurzzellen von Ophiopogon japonicus und Ophiopogon spicatus (Juel 1884, S. 10). Zu dem vorliegenden Typus sind auch alle die Kurzzellen zu rechnen, an deren Aussenseite sich die sogenannten Stabkörper (Meinecke 1894, S. 191) erheben. Wo die letzteren vorkommen, sind die Lamellenschichten der Kurzzellen nach den vorliegenden Beschreibungen dünn und die Zellen selbst nach aussen mit einer flachen Wand abgeschlossen, welche nicht über die Aussenwände der Langzelle hinausragt. Kurzzellen mit Stabkörpern kommen z. B. vor bei den Sobraliaarten, bei Coelogyne fimbriata, Epidendrum tigrinum u. a. Vergl. Meinecke (1894, S. 191.) Ferner gehören zu dem vorliegenden Typus die dünnwandigen Kurzzellen von Aspidistra elatior, über deren Aussenwände die Seite 29 besprochenen Strukturen besonders dick werden.

3. Bei dem dritten Typus verdickt der Kurzzellen-Protoplast die an die Wurzelhaut angrenzenden Wände der Zellen beträchtlich, während er die Radialwände und die Innenwände nur dünn anlegt. Diese Verdickungsart ist bei den Erdwurzeln sehr verbreitet, kommt dagegen bei den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen und Araceen nicht vor. Die von Meinecke (1894, S. 196) bei Epidendrum ciliare und einzelnen anderen Orchideen beobachtete Verdickung der Kurzzellen ist höchstwahrscheinlich in allen Fällen anderer Natur; bei Epidendrum ciliare fand ich die meisten Kurzzellen dünnwandig und nur wenige in ähnlicher Weise wie die Endodermzellen aussenseitig verdickt und dabei anscheinend verkorkt (Taf. II, Fig. 33). Die hierhergehörigen Verdickungen kommen besonders bei den kegelförmigen Zellen vor, welche mit ihrem äusseren Teil in die Wurzelhaut hineinragen. Die Verdickung erstreckt sich über die an die Wurzelhaut angrenzenden Wandteile und geht von hier aus auch meist auf eine schmale Aussenzone der an die Endodermzellen anstossenden Seitenwände über, bricht hier aber unvermittelt ab, so dass der grössere Teil der Seitenwände ebenso wie die Innenwand dünn bleibt (Taf. II, Fig. 24, 32, Taf. III, Fig. 55, 58, 65, 68 ka.). Nach dem Zellinnern zu sind die verdickten Aussenwände, wie schon Zacharias (1879, S. 636) angegeben hat, öfter unregelmässig wellig konturiert, z. B. manchmal bei Valeriana und Clivia. Die verdickten Aussenwände sind z. B. bei jungen Wurzeln von Acorus Calamus 2,2 μ, die Radialwände und die Innenwände nur 0,6 μ dick. Bei anderen Pflanzen sind die verdickten Aussenwände, die ich der Kürze halber „Kappen“ nennen will, noch dicker, z. B. bei Vincetoxicum officinale.

Nur bei Clivia nobilis beobachtete ich an einzelnen Stellen der Wurzel, dass neben der Aussenwand manchmal auch die Innenwand der Kurzzellen verdickt ist; es schien dies nur an Zellen erfolgt zu sein, die in irgend einer Weise verletzt waren, denn ich konnte lebende Protoplasten in solchen Zellen nicht mehr nachweisen.

Von besonderem Interesse für die Erklärung der Funktion der Kappen ist die Frage, in welchem Alter der Kurzzellen die Kappen erzeugt werden. Juel (1884, S. 10) sagt hierüber nur: „Bei Haemanthus, Clivia nobilis, Eucharis, Pancratium und mehreren anderen sind die Aussenwände der kurzen Zellen oft an einiger Entfernung von der Spitze der Wurzel verdickt. Die Verdickung

scheint dadurch gebildet zu sein, dass eine ziemlich dicke Masse an der Innenseite dieser Wände abgelagert worden ist.“ Eine weitere Angabe Juels (1884, S. 15) berechtigt zu der Annahme, dass Juel glaubt, die Kappen würden normal erst in einem relativ späten Entwicklungsstadium der Kurzzellen ausgebildet.

Dagegen erfahren wir durch van Wisselingh (1886, S. 14), dass bei Convallaria majalis und Funkia ovata die Kappen schon zu der Zeit entstehen, in welcher die benachbarten Endodermzellen ihre Suberinlamellen anlegen, d. h. nach van Wisselingh (1886, S. 14) in einer Zone von 1,5—2 cm Spitzenabstand. Diese Angaben van Wisselinghs kann ich bestätigen. Immer werden die Kappen in einem sehr jugendlichen Stadium der Zellen, in einer Zone von geringem Spitzenabstand erzeugt. Bei Vincetoxicum sind sie schon in einer Zone von 0,5 cm, bei Clivia nobilis in einer Zone von 0,7—1 cm, bei jungen Wurzeln von Acorus Calamus in einer Zone von 3 cm Spitzenabstand vorhanden. [1]) Kurzzellenkappen sind bisher — soweit mir bekannt — beobachtet worden von Zacharias (1879, S. 636) bei Valeriana officinalis, von Juel (1884, S. 10 und 11) bei Haemanthus, Clivia, Eucharis, Pancratium, Rohdea, Vincetoxicum officinale, von van Wisselingh (1886, S. 12) bei Funkia ovata, Convallaria majalis, Ficaria ranunculoides, Aristolochia Clematitis, Aristolochia Serpentaria, Veratrum album. Ich habe Kappen ausserdem gesehen bei Acorus Calamus, Agapanthus praecox, Crinum amabile, Crinum giganteum, Lycoris radiata, Vallota purpurea, Menyanthes trifoliata, Coffea arabica, Syringa vulgaris, Jasminum humile, Fraxinus excelsior, Gratiola officinalis, Ailanthus glandulosa.

Tüpfel habe ich an den Wänden normaler Kurzzellen nie beobachten können, auch nicht in den Fällen, wo an der Aussenwand der Kurzzelle auf der Seite der Wurzelhaut Tüpfel deutlich nachzuweisen waren. (Vergl. hierzu Palla, 1889, S. 204.) Die weiter oben schon erwähnten verdickten, nicht typischen Kurzzellen von Epidendrum ciliare besitzen an ihrer inneren Tangentialwand relativ viel, ihren Seitenwänden wenig Tüpfel; ihre Aussenwand ist ungetüpfelt. (Taf. II, Fig. 33.) Die über den Kurzzellen liegende Lamellenschicht ist getüpfelt bei Hemerocallis fulva (siehe S. 20) und nach Meinecke (1994, S. 182) bei Warszewiczella discolor.

Betrachten wir nun die stoffliche Natur der Kurzzellenwände. Leitgeb (1865, S. 198) bringt hierüber in seinen Arbeiten keine Angaben; erst v. Höhnel (1877, S. 639) gab an, dass er die Kurzzellen der Luftwurzeln von „Cyrtochilum stellatum und Stanhopea insignis meistens auch verkorkt“ fand, „aber verschieden stark und immer schwächer als die Langzellen“. Bei Cyrtochilum fand er auch manche der Kurzzellen „gar nicht“ verkorkt. Bezüglich der Kurzzellen von Erdwurzeln sagte v. Höhnel (1877, S. 649: „Beide Arten von Zellen (Kurz- und Langzellen) sind allem Anscheine nach gleich stark verkorkt“. Dagegen stellte schon Zacharias (1879, S. 636) fest, dass die Kurzzellen von Valeriana keine Suberinlamellen ausbilden und van Wisselingh (1886, S. 11) bemerkte, dass er nur bei den Kurzzellen von Philodendron bipennifolium, Hemerocallis Kwanso und Vanilla planifolia Suberinlamellen und Celluloselamellen, wie sie verkorkten Wänden eigen sind, nachweisen konnte, dass diese beiden Lamellen aber im allgemeinen den Kurzzellen fehlen. Die Kurzzellenkappen bezeichnete van Wisselingh (1886, S. 12) als verholzt, machte aber weitere Angaben über die Membranstoffe der Kurzzellen nicht. Juel (1884, S. 14) befasste sich nur mit dem Verhalten der Kurzzellenwände gegen konz. Schwefelsäure.

[1]) Die Vermutung Juels (1884, S. 15), dass die Kappen „eine ehemalige Durchgangsstelle“ verschliessen sollen, wird durch diese Beobachtungen nicht gestützt.

Bezüglich der Verkorkung der Kurzzellen würde es sich fragen, ob die in der Literatur als verkorkt bezeichneten Kurzzellen gleichzeitig oder später als die dazu gehörigen Interkutis-Endodermzellen verkorken. v. Höhnel nimmt offenbar den ersten Fall an, ebenso anscheinend van Wisselingh (1886, S. 4) bezüglich der Kurzzellen von Philodendron, Vanilla und Hemerocallis. Ich habe Hemerocallis fulva selbst untersucht. Die Nebenwurzeln dieser Pflanze führen in den inneren Schichten der Interkutis zuweilen Zellen, welche ihrer Lage und ihrer Form nach typischen Kurzzellen gleichen, sich von diesen aber durch den Besitz von Suberinlamellen unterscheiden, die sie zu gleicher Zeit wie die umliegenden grösseren Zellen anlegen. Diese nicht typischen Kurzzellen wirken also anscheinend physiologisch in gleicher Weise, wie die Endodermzellen, doch ist es immerhin fraglich, ob nicht ihr Protoplast eigenartig arbeitet. Man kann sie vielleicht auch als rudimentäre Kurzzellen auffassen. Ob bei den anderen von van Wisselingh genannten Pflanzen die Kurzzellen sich verhalten wie bei Hemerocallis, habe ich nicht untersucht. Vereinzelt finden sich bei vielen Pflanzen an Stellen, wo Kurzzellen liegen müssten, kleine in der Form den typischen Kurzzellen ähnliche Endodermzellen, die gleichzeitig mit den längeren Zellen verkorken, z. B. bei Anthurium Andraeanum.

Kurzzellen, die später verkorken wie die Endodermzellen, kommen bei den Nebenwurzeln von Iris germanica vor. Hier sind die Kurzzellen während der Absorptionstätigkeit der sie umgebenden Wurzelregion unverkorkt, nach der Beendigung der letzteren verkorkt.[1]) Bei den meisten Pflanzen sind die Kurzzellen niemals verkorkt. Derartige Kurzzellen wollen wir allein als die typischen ansehen. Über die Art ihrer Membranstoffe lässt sich folgendes sagen:

Selten scheinen die vom Protoplasten der Kurzzelle erzeugten Lamellenschichten auf allen Seiten der Zelle aus reiner Cellulose zu bestehen. Oudemans (1861, S. 12) bemerkt, dass sich bei manchen Orchideen zuweilen die gesamte Wand der Kurzzellen mit Schwefelsäure und Jod blau färbt. Bei den Erdwurzeln habe ich das nicht beobachtet. Hier und auch bei den meisten Luftwurzeln scheinen ganz allgemein die sämtlichen oder doch mindestens die an die Wurzelhaut angrenzenden Lamellen aus denselben Substanzen zu bestehen wie die ihnen benachbarten Lamellen der Wurzelhaut. Diese Erscheinung macht sich schon bemerkbar bei Färbung mit Chlorzinkjod, durch welches die Kurzzellenwände oft genau dieselbe gelblichbraune Farbe erlangen wie die zugehörigen Wurzelhautwände, während die Endodermzellwände sich dunkelbraun gefärbt von Wurzelhaut und Kurzzellen abheben. Man kann dies z. B. beobachten bei Allium Cepa, Asparagus Sprengeri, Caladium hybridum u. a. Auch gegen Kalilauge, Sudanglycerin, Eau de Javelle, Phloroglucin-Salzsäure verhalten sich in solchen Fällen alle oder die aussenseitigen Kurzzellenwände, wie die der angrenzenden Wurzelhaut; so lässt sich z. B. durch kurze aufeinanderfolgende Einwirkung von Eau de Javelle, Wasser und Chlorzinkjod deutliche Blaufärbung der Kurzzellenwände wie der Wurzelhautmembranen erzielen. Bei den aussenseitig kappenartig verdickten Kurzzellen sind gewöhnlich die Aussen- und Innenwände auch stofflich verschieden. Die Kappen färben sich mit Chlorzinkjod allein bräunlich, nach kurzer Eau de Javelle-Behandlung mit Chlorzinkjod intensiv blau. Mit Phloroglucin-Salzsäure färben sie sich rot; die Rötung erstreckt sich bei Clivia nobilis, Crinum amabile, Eucharis grandiflora nur auf die äussersten Schichten der Kappen, wird von da nach innen zu schwächer und ist an den innersten Teilen der Wand meist nicht wahrzunehmen. In kalter Kalilauge werden die mittleren Schichten der Kappen bei Acorus Calamus durchscheinend, während die

[1]) Palla (1889, S. 204) will bei Polyrhiza spec. Kurzzellen gefunden haben, die nur ihre Radialwände mit einer Suberinlamelle versehen.

beiderseitigen Randschichten darin relativ stark lichtbrechend erscheinen; bei längerer Einwirkung von Kalilauge quillt die gesamte Masse der Kappen von Acorus Calamus stark an. Ähnlich wie Kalilauge bewirkt Eau de Javelle bei den Kappen von Vincetoxicum officinale, dass die hier porös erscheinenden mittleren Schichten durchscheinend werden. In konz. Schwefelsäure quellen die Kappen stark unter Braunfärbung, ohne sich zu lösen. Konz. Chromsäure spaltet die Kappen bei Acorus Calamus in mehrere Lamellen, von denen sich die mittelsten früher lösen, wie die an den Rändern liegenden. Zacharias (1879, S. 636) hat auch an den Kappen von Valeriana officinalis durch kaltes Schulzesches Gemisch deutliche Schichtungen hervorrufen können. Mit erwärmtem Sudanglycerin färben sich die Kappen manchmal schwach rosa (z. B. bei Vincetoxium officinale). Auffallend ist die leichte Färbbarkeit der Kappen mit organischen Farbstoffen; z. B. fand ich, dass die Kappen von Clivia nobilis sich leicht intensiv färben in schwachen Lösungen von Methylenblau, Methylviolett, Hofmansblau, Fuchsin.

Die unverdickten Zonen der Radialwände der in Frage stehenden Kurzzellen reagieren im allgemeinen ähnlich wie die Kappen. Eine deutliche Blaufärbung dieser Wandteile durch alleinige Anwendung von Chlorzinkjod habe ich nicht erzielen können. Die dünnen Innenwände der kappenförmig verdickten Kurzzellen färben sich dagegen meist rein blau mit Chlorzinkjod und lösen sich in konz. Schwefelsäure, so z. B. bei Clivia nobilis, Eucharis grandiflora, Vincetoxicum officinale u. a. Nach den angeführten Reaktionen kann man die Kappen als verholzt, die Innenwände der kappenartig verdickten Zellen als aus Cellulose bestehend bezeichnen.

Wenden wir uns nun zur Besprechung des Kurzzellenprotoplasten. Schon die früheren Autoren (Leitgeb 1865, S. 198, v. Höhnel 1877, S. 649, van Wisselingh 1886, S. 12) zeigten, dass die Kurzzellen reich an körnigem Cytoplasma sind. Diese Erscheinung konnte ich ebenfalls bei allen von mir untersuchten Kurzzellen beobachten. Der Zellkern, welcher nach Leitgeb (1865, S. 198) gewöhnlich an der Aussenwand, nach van Wisselingh (1886, S. 12) bei Rodriguezia Barkeri und Renanthera coccinea in der Mitte der Zelle liegt, ist gewöhnlich relativ gross (bei Caladium hybridum hortorum z. B. 8—10 μ). Auf die Chromatophoren habe ich nicht besonders geachtet, doch konnte ich bei Acorus Calamus (im Herbst gesammelte Wurzeln) im Protoplasten der Kurzzellen kleine Stärkeeinschlüsse durch Chloraljod nachweisen. In der Nähe des Zellkernes sah ich mitunter z. B. bei Caladium hybridum und Acorus Calamus mehrere kleinere Vakuolen, die bei Caladium einen grössten Durchmesser von 2,5—3 μ hatten. Der Zellsaft scheint immer farblos zu sein, was bei Hemerocallis fulva (Wurzelzweige) gegenüber den hier mit gelbem Inhalt erfüllten Langzellen besonders auffällt. Die in den absorbierenden Wurzelregionen liegenden Kurzzellen scheinen im allgemeinen nicht zur Aufbewahrung von Sekreten benutzt zu werden. Wenigstens hat Zacharias (1879, S. 635) gezeigt, dass bei Valeriana officinalis nur in den Langzellen der Kurzzellen-Interkutis ätherisches Öl vorkommt. Dagegen gibt Voigt (1889, S. 15) an, dass bei den Alliumarten das ätherische Öl u. a. hauptsächlich in den Kurzzellen liegt. In älteren Kurzzellen kommen öfter Sekrete vor. Bei Anthurium Andraeanum liegen in älteren Kurzzellen grössere Drusen von Kalkoxalat, die mitunter fast die ganze Zelle erfüllen und gewöhnlich der inneren Tangentialwand angeheftet erscheinen. Dieser Wand sitzt auf der Seite des Rindenparenchyms meist ebenfalls eine Kalkoxalatdruse an.

Bei Vincetoxicum officinale finden sich in den Kurzzellen älterer Wurzelzonen in Salzsäure lösliche, in Essigsäure unlösliche Krystalle (Kalkoxalat?) und sich mit Sudanglycerin schwach rötende amorphe Massen. Zum Schluss will ich noch darauf hinweisen, dass die Kurzzellen, wie dies für

Fälle schon bekannt ist, ganz allgemein die Eingangspforten für die in das Rindenparenchym der Wurzeln eindringenden Pilze sind; z. B. ist dies zu beobachten an verpilzten Wurzeln von Ruscus aculeatus, Hoya carnosa u. a.

3. Die einschichtige einheitliche Interkutis.

Mit dem in der Überschrift gebrauchten Ausdruck wollen wir die einschichtigen Interkuten bezeichnen, welche nur aus annähernd gleich langen Endodermzellen bestehen. Auf diese Interkuten hatte schon Nikolai (1865, S. 67) aufmerksam gemacht, aber mangels genügend charakteristischer Merkmale ihre anatomische Eigenart nicht überzeugend beweisen können. Dies gelang erst v. Höhnel (1877, S. 638 und 643) durch den Nachweis der Verkorkung der Zellen dieser Schicht.

Die einschichtigen einheitlichen Interkuten sind ontogenetisch früh differenzierte Gewebe. Janczewsky (1874, S. 181) zeigte für Helianthus annuus, welche Pflanze nach meinen Beobachtungen eine solche Interkutis besitzt, dass die „subepidermale Schicht“ der Wurzel (la couche sous-épidermique) die älteste Rindenzellreihe vorstellt, die einmal angelegt, sich nicht weiter durch Tangentialwände teilt. Auch Erickson (1877, S. 380) und Flahault (1878, S. 91 u. f.) zeigten, letzterer für Wurzeln von Keimlingen, in einigen hierhergehörigen Fällen das gleiche. Diese frühzeitige Differenzierung am Vegetationspunkte haben die einschichtigen einheitlichen Interkuten mit den Kurzzellen-Interkuten gemeinsam. Ich verweise deshalb auch auf das unter IV. B. 5 Gesagte.

Die einschichtigen einheitlichen Interkuten schliessen fast ausnahmslos ohne Lücken an Wurzelhaut und Rinde an. Nur bei Zea Mais beobachtete ich an den Nebenwurzeln kleine, an den Wurzelzweigen etwas grössere Interzellularen zwischen Interkutis und Wurzelhaut (Taf. I, Fig. 10 i.). Bei Phragmites communis an Wurzelzweigen II. Ordnung (Wasserwurzeln) und Ricinus an Nebenwurzeln sah ich Interzellularen zwischen Interkutis und Rindenparenchym.

Von Interesse ist es, den Entwicklungsgang dieser Interkuten mit Rücksicht auf die Lage ihrer Entwicklungsstadien in der Wurzel zu betrachten.

Nach der Darstellung, welche Gérard (1881, S. 293), Olivier (1880, S. 30), Haberlandt (1896, S. 194) gegeben und die schon besprochen wurde, hätte man voraussetzen müssen, dass die in den absorbierenden Wurzelregionen liegenden Zonen der Interkutis ganz allgemein nur von jungen, noch unverkorkten Endodermzellen gebildet werden. Es ist dies jedoch nicht immer der Fall. Nach meinen Beobachtungen lassen sich drei Typen für die Verkorkungsweise der Interkuten aufstellen.

1. Bei dem ersten Typus bestehen die Interkuten auf einer langen, im jüngsten Teil der Wurzel liegenden Zone der jugendlichen Wurzel völlig aus unverkorkten Zellen. An diese Zone schliesst sich eine Region an, in welcher unverkorkte Zellen neben verkorkten vorkommen und an diese eine bis zur Wurzelbasis oder bis zur Grenze der primären Rinde reichende Zone, die nur aus verkorkten Zellen besteht. Die völlig unverkorkte Interkutiszone wird mit zunehmendem Alter der Wurzel kleiner und ist bei ganz alten Wurzeln ebenso wie die zweitgenannte Übergangszone nicht mehr vorhanden.

Dieser Typus findet sich z. B. bei Zea Mais. Die unverkorkte Interkutisregion hatte bei einer 37 cm langen Hauptwurzel einer drei Wochen alten Keimpflanze (Topfkultur) eine Länge von 10 cm, bei einer 40 cm langen Hauptwurzel einer gleich alten Keimpflanze eine Länge von 25 cm. Von annähernd derselben Länge war die unverkorkte Interkutisregion bei den jüngeren Nebenwurzeln der genannten jungen Maispflanzen. Die Interkutis einer 34 cm langen, an der Basis 1,6 mm dicken,

in 0,2% Knopscher Nährlösung gewachsenen Nebenwurzel, deren 8—9 cm lange Wurzelzweige bis an eine Zone von 3 cm Spitzenabstand heranreichten, hatte die ersten verkorkten Endodermzellen in einer Zone von 3 cm Spitzenabstand entwickelt. Beachtenswert ist, dass die Wurzelregion mit völlig unverkorkter Interkutis gewöhnlich ganz oder im grössten Teil ihrer Länge unverzweigt ist. Mit zunehmendem Alter der Wurzel wird die in Rede stehende Zone kleiner; sie erreichte bei einer 40 cm langen, an ihrer Spitze 0,47 mm, an der Basis 1,9 mm dicken, bis in ihre jüngsten Teile reichlich verzweigten Wurzel, welche an dem fünften Knoten einer 3 Monate alten Pflanze sass, nur eine Länge von 1 cm; an den älteren Wurzeln, welche oft einen lebenden Vegetationspunkt nicht mehr besitzen und manchmal ihre Wurzelspitze ganz verloren haben, ist sie überhaupt nicht mehr vorhanden.

Wahrscheinlich besitzen auch die aus den oberirdischen Knoten älterer Maispflanzen entstehenden Nebenwurzeln (Stützwurzeln, Haberland 1896, S. 166) zeitweise eine längere, unverkorkte Interkutiszone. So lange sich diese Stützwurzeln mit ihrem Vegetationspunkt noch oberhalb des Erdbodens befinden, also in einem relativ jugendlichen Entwicklungsstadium, besitzen sie eine von der Wurzelbasis bis zum Vegetationspunkt völlig verkorkte Interkutis. Die im Erdboden angelegten Teile der Stützwurzeln werden rasch dünner, entwickeln zahlreiche Wurzelhaare und unterdrücken nach und nach die Ausbildung des peripherischen Sklerenchymringes, so dass ihre jüngsten Teile im Bau völlig den Nebenwurzeln junger Maispflanzen gleichen und wahrscheinlich wie diese zeitweise eine nicht verkorkte Interkutis führen. Ich habe nur Stützwurzeln untersucht, die im Spätherbst gesammelt worden waren. Diese Wurzeln und ihre Zweige hatten in ihrer ganzen Länge völlig verkorkte Interkuten.

Ganz ähnlichen Bau, wie bei Zea Mais besitzt die einschichtige Interkutis bei Helianthus annuus, die ich hier bei jungen Wurzeln und Wurzelzweigen von 10—15 cm Länge bis fast zur Wurzelbasis ganz unverkorkt fand. Dagegen sind die Interkuten der basalen Zone älterer Wurzeln völlig verkorkt. Bei einer unverzweigten, 12 cm langen und 0,8 mm dicken Nebenwurzel von Ricinus reichte die unverkorkte Interkutiszone von der Spitze bis zur Basis der Wurzel, und nur wenige der ältesten, an der Wurzelbasis liegenden Interkutiszellen waren verkorkt. Bei einer anderen unverzweigten Nebenwurzel war die unverkorkte Interkutiszone 15 cm, bei einer verzweigten, jüngeren Hauptwurzel gleichfalls 15 cm, bei einer etwas älteren verzweigten Hauptwurzel 7 cm lang. Bei Ricinus währt der unverkorkte Zustand der Interkutis relativ lang; die Interkutiszellen verkorken anscheinend erst, wenn die Cambiumtätigkeit im Leitbündel beginnt und die primäre Rinde anfängt, entbehrlich zu werden.

Während bei Ricinus in der Regel noch alle Interkutiszellen einer Wurzelstrecke nach und nach verkorken, geschieht dies bei Tropaeolum majus kurz vor dem Abwerfen der Rinde nur noch an vereinzelten Zellen der hypodermen Schicht. Hier haben wir also nur noch eine rudimentäre Interkutis vor uns.

Bisher wurde nur auf die Beschaffenheit der völlig unverkorkten Interkutiszonen Rücksicht genommen. In den älteren Zonen verhalten sich die Interkuten der besprochenen Pflanzen folgendermassen. Bei Zea verkorken niemals alle Interkutiszellen einer Querschnittszone gleichzeitig, sondern zerstreut liegende Zellgruppen früher als andere zwischen ihnen liegende Zellenkomplexe. Die letzteren überwiegen zunächst an Zahl ihrer Zellen bedeutend, werden aber mit dem Alter der Interkutis kleiner und verschwinden schliesslich ganz. An jüngeren Wurzeln findet man infolgedessen hinter der unverkorkten Interkutiszone eine Übergangszone mit verkorkten und unverkorkten Zellen-

komplexen und darüber eine völlig verkorkte Zone, die bei alten Wurzeln aber allein vorhanden ist. Bei einer 37 cm langen Hauptwurzel einer drei Wochen alten Maispflanze war die Übergangszone 20 cm lang und reichte von einer Zone von 10 cm Spitzenabstand bis zu einer solchen von 30 cm Spitzenabstand; bei einer 40 cm langen Hauptwurzel, deren jüngste Wurzelzweige 25 cm vom Vegetationspunkt entfernt waren, war sie nur 5 cm lang und erstreckte sich von einer Zone von 25 cm Spitzenabstand bis in eine solche von 30 cm Spitzenabstand. Die völlig verkorkte Interkutiszone der beiden eben genannten Wurzeln war also im ersten Falle 7 cm, im zweiten 10 cm lang.

Ähnlich verhält es sich bei Wurzeln von Helianthus annuus bezüglich der drei Zonen. Erwähnenswert ist noch, dass die Übergangszone unter einer wenigstens an ihren Membranen noch nicht verletzten Wurzelhaut liegt.

2. Bei dem zweiten Typus der Verkorkungsart gelangen in der Regel gleichfalls die drei bei dem ersten Typus beschriebenen Zonen zur Ausbildung, doch ist hier die völlig unverkorkte Strecke stets nur auf die in nächster Nähe des Vegetationspunkts befindlichen Teile der Wurzel beschränkt und die nur in einzelnen ihrer Zellen verkorkte Mittelzone relativ lang. Mit zunehmendem Alter der Interkutis verkorken auch hier meist die anfangs unverkorkt gebliebenen Zellen der Mittelzone, so dass die Interkutis dann wie beim ersten Typus von der Wurzelspitze bis zur Wurzelbasis ausschliesslich aus verkorkten Zellen besteht. (Arundinaria japonica, Hydrosme Rivieri, Calla palustris, Trapa natans.)

Die völlig unverkorkte Zone ist z. B. an jungen Wurzeln von Arundinaria 0,5 cm, Hydrosme Rivieri 2 cm, Calla palustris 1—2 cm, Trapa natans (Schlammwurzeln) 3- 5 cm lang.

Die teilweise verkorkte Zone der Interkutis reicht bei den Bodenwurzeln von Trapa von einer Zone von 3—5 cm Spitzenabstand bis zur Wurzelbasis. Das gleiche gilt für die jungen Nebenwurzeln von Hydrosme Rivieri. Hier ist die Zahl der unverkorkten Interkutiszellen in den Zonen von 2—3 cm Spitzenabstand relativ gross, verringert sich in den älteren Teilen der Wurzeln aber sehr bald. Schon in einer Zone von 5 cm Spitzenabstand sind nur noch vereinzelte oder in Gruppen von zwei bis drei übereinanderliegende Zellen unverkorkt. Mit zunehmendem Alter der Wurzel verkorken fast alle Zellen. Bei jungen Wurzeln von Calla palustris ist die partiell verkorkte Interkutiszone etwa 7 cm lang und reicht von einer Zone von 2 cm Spitzenabstand bis zu einer solchen von 10 cm Spitzenabstand. In dieser Zone liegen die verkorkten Interkutiszellen in Gruppen, die ein bis zwei Zellen breit und bis fünfzehn Zellen lang sind. An den Längs- und Schmalseiten sind diese Zellstreifen umgeben von unverkorkten Interkutiszellen, die hier gleichsam ein Netzwerk um die Gruppen der verkorkten Endodermzellen bilden und an Zahl gegenüber den letzteren zunächst überwiegen. Relativ kurz ist die partiell verkorkte Interkutiszone bei jungen Nebenwurzeln von Arundinaria japonica, sie wird hier etwa 3—5 cm lang, reicht von einer Zone von 0,5 cm Spitzenabstand bis zu einer solchen von 0,4 cm Spitzenabstand und enthält nur einzelne wenigzellige Gruppen unverkorkter Zellen.

Die völlig verkorkte Interkutiszone, welche nach dem oben Gesagten bei Trapa natans fehlt, erstreckt sich bei den Nebenwurzeln von Arundinaria japonica frühzeitig über die ganze Wurzel; auch bei älteren Nebenwurzeln von Hydrosme Rivieri ist dies der Fall, doch finden sich hier sehr vereinzelt noch einzelne unverkorkte Elemente in der Interkutis.

3. Der letzte Typus der Verkorkungsart, den ich beobachtet habe, findet sich an den im Wasser gewachsenen dünneren Nebenwurzelzweigen 2. Ordnung von Phragmites communis. Hier kommt es nicht mehr zur Ausbildung einer Übergangszone, sondern die Zellen der Interkutis ver-

korken sämtlich unmittelbar über dem Meristemkegel. Nur in einem einzigen Fall fand ich noch eine einzelne unverkorkte Zelle in einer sonst völlig verkorkten Zone von sehr geringem Spitzenabstand.

Während uns bei den dünnwandigen Interkuten hauptsächlich die Verhältnisse interessieren, unter welchen die Ausbildung der Suberinlamellen seitens der Einzelzellen erfolgt, kommt für die dickwandigen Interkuten ausserdem in Frage, in welchen Regionen die Einzelzellen sich verdicken. Ich habe auf diese Frage bei der Untersuchung von Arundinaria japonica geachtet. Die Interkutis einer 21,5 cm langen, 1,5 mm dicken Nebenwurzel, deren höchstens 2,5 cm lange Wurzelzweige I. Ordnung von der Wurzelbasis bis in eine Region von 10 cm Spitzenabstand reichten, enthielt in einer Zone von 0,5 cm Spitzenabstand einzelne, in einer Zone von 5 cm Spitzenabstand nur verkorkte Zellen. Die Wände der Interkutis waren bei der ebenbeschriebenen Wurzel in einer Zone von 0,5—2 cm Spitzenabstand sehr dünn, wurden in den Regionen von 2—10 cm Spitzenabstand allmählich dicker und hatten in einer Zone von 10 cm Spitzenabstand ihre definitive Dicke erlangt.

4. Die mehrschichtige einheitliche Interkutis.

Als mehrschichtige einheitliche Interkuten wollen wir diejenigen mehrschichtigen Interkuten bezeichnen, welche nur aus Endodermzellen bestehen. Wie schon auf Seite 34 angedeutet wurde, hatte zuerst Arthur Meyer (1881[I], S. 284, 1881[II], S. 421) erkannt, dass sich die mehrschichtigen einheitlichen Interkuten aus Endodermzellen und nicht aus Korkzellen[1]) zusammensetzen und infolgedessen diese Gewebe unter der Bezeichnung „mehrschichtige äussere Endodermen“ unter die Endodermen eingereiht. Olivier (1881, S. 58), welcher etwa gleichzeitig mit Arthur Meyer die in Rede stehenden Interkuten beschrieb, glaubte sie in Beziehung zum Kork bringen zu müssen und nannte sie deswegen „Suberoide“. Diesen Ausdruck haben dann auch Juel (1884, S. 5) und Siedler (1891, S. 414), allerdings in anderem Sinne wie Olivier benutzt. van Wisselingh (1886, S. 5, 13) bezeichnete diese Interkuten als mehrschichtige Endodermen („endoderme multiple“), Arthur Meyer (1891, S. 86 und 181) später als mehrschichtige Wurzelhypodermen (s. S. 35). Die mehrschichtigen Interkuten sind ausserdem wohl noch von mehreren Autoren zufällig beobachtet worden; so sah Firtsch (1886, S. 349) diese Interkutis bei Phoenix dactylifera, erkannte die Verkorkung ihrer Zellwände und nannte sie „äussere Schutzscheide“. Wiederholt sind die hierher gehörigen Interkuten als „Kork“ angesehen worden, z. B. die der Zingiberaceenwurzeln von Futterer (1896, S. 351) und Petersen (1894, S. 378 und 381). Über die Ontogenie der mehrschichtigen Interkuten ist wenig bekannt. Nach Arthur Meyer (1881[II], S. 421) geht die mehrschichtige einheitliche Interkutis von Zingiber officinale Rosc. am Vegetationspunkt „aus einer direkt unter dem Dermatogen und etwa zehn Zellen von der Initiale des Periblems entfernt liegenden Zelle“ hervor in der Weise, „dass etwa in der Region der zwanzigsten Zelle“ die Grenze der Teilbarkeit erreicht ist. Auch Olivier (1880, S. 80) gibt an, dass die „Suberoide“ aus wenigen Initialen am Vegetationspunkt entstehen. Wahrscheinlich werden diese Interkuten am Vegetationspunkt immer durch tangentiale Teilung einer Schicht gebildet, wie dies auch bei den gemischten Interkuten (siehe unter IV B 6) der Fall zu sein scheint. Die Differenzierung der Einzelschichten erfolgt nach meinen Beobachtungen immer unterhalb der Wurzelhaube. van Wisselingh (1886, S. 13) sagt bezüglich dieses Punktes: „Dans l'endoderme multiple toutes les assises cellulaires sont déjà indiquées dès le jeune âge“.

[1]) Die Nomenklatur ist die von Arthur Meyer (1898, S. 29) angegebene.

An Wurzelspitzen von Hedychium Gardnerianum beobachtete ich, dass die Interkutis in einer Querschnittszone, in der die Wurzelhaube noch aus fünf Zellschichten bestand, schon vier Schichten, in einer Zone von 0,5 Centimeter Spitzenabstand alle ihre Schichten angelegt hatte. Die Zahl der Einzelschichten schwankt bei den untersuchten Interkuten von 2 (Luzula silvatica) bis 20 (Ananassa macrodontes).

Die völlig differenzierte Interkutis hebt sich entweder scharf von dem angrenzenden Rindengewebe ab, wie z. B. bei Phragmites communis (Wasserwurzeln [Taf. III, Fig. 62 in.]), oder sie ist von diesem schwer zu unterscheiden, wie z. B. bei Musa. Die Zellen der einzelnen Interkutisschichten alternieren auf dem Querschnitt miteinander, z. B. bei Phragmites (Taf. III, Fig. 62 in.), Phoenix dactylifera, Ananassa macrodontes (Taf. IV, Fig. 73) oder sie liegen hier annähernd in radialen Reihen, z. B. bei Hedychium Gardnerianum. Ist das letztere der Fall, so hat die betreffende Interkutis im Querschnitt Ähnlichkeit mit einem aus Phellogen entstandenen Korkgewebe, jedoch unterscheidet sie sich von diesem auf dem Radialschnitt, denn hier alternieren die Zellen der einzelnen Interkutisschichten stets miteinander (Taf. IV, Fig. 80 in.). (Siehe hierzu auch Petersen 1894, S. 381). Der Unterschied zwischen Kork und Interkutis wird besonders auffallend auf einem radialen Längsschnitt solcher Wurzeln, welche unter der Interkutis beginnende Korkbildung zeigen (Taf. IV, Fig. 75, 80, 81 in. und ko., auch Fig. 76). Die mehrschichtigen Interkuten sind im allgemeinen lückenlos mit den angrenzenden Geweben verbunden; nur nach der Rinde zu stossen sie zuweilen an Intercellularen an, z. B. bei den Nebenwurzelzweigen 1. Ordnung von Canna indica.

Von Interesse ist wiederum der Entwicklungsgang dieser Interkuten. Nach meinen Beobachtungen erfolgt die Verkorkung in einzelnen Fällen in der Weise, dass sie in der äussersten Schicht beginnt und von hier aus in zentripetaler Richtung fortschreitet, wobei jede einzelne Schicht sich bezüglich der Verkorkung ihrer einzelnen Zellen verhält wie eine einheitliche einschichtige Interkutis. An einer jüngeren Wurzel mit einer in dieser Weise verkorkenden Interkutis kann man deshalb meist unterscheiden eine völlig unverkorkte Interkutiszone, welche an den jüngsten Wurzelteilen liegt, ferner eine Übergangszone, in welcher meist nur die äusserste, manchmal ausser dieser auch die nächstinneren Schichten der Interkutis in der Weise partiell verkorkt sind, dass zwischen den verkorkten Zellgruppen unverkorkte vorhanden sind, welche in radialer Richtung das verkorkte Gewebe der Interkutis durchbrechen, und endlich eine Region, in welcher alle Schichten oder mindestens die äussersten nur aus verkorkten Zellen bestehen. An älteren, reichlich verzweigten Wurzeln sind diese Regionen nicht mehr wahrzunehmen, sondern die Interkuten bestehen schon in einer Zone von sehr geringem Spitzenabstand nur aus verkorkten Zellen.

Die völlig unverkorkte Zone ist bei jungen, gegen 25 cm langen Nebenwurzeln von Hedychium Gardnerianum etwa 5 cm lang, die zweitgenannte Mittelzone gleichfalls 5 cm lang. Die einzelnen Zellschichten verkorkten bei diesen Wurzeln von Hedychium in folgender Weise:

In	einer	Zone	von	5—7,5	cm	Spitzenabstand	war	die	1. (äusserste)	Schicht	partiell	verkorkt.
„	„	„	„	7,5	„	„	„	„	1. und 2.	„	„	„
„	„	„	„	10	„	„	„	„	1. „ 2.	„	völlig	„
„	„	„	„	12—15	„	„	„	„	3.	„	partiell	„
„	„	„	„	17,5—20	„	„	„	„	4.	„	„	„
„	„	„	„	20—25	„	„	„		alle	Schichten	völlig	„

Bei älteren Nebenwurzeln von Hedychium, welche in einer Zone von 2,5 cm Spitzenabstand die jüngsten Wurzelzweige trugen, bestand die Interkutis schon in einer Zone von 5 cm Spitzen-

abstand mit Ausnahme der völlig unverkorkten innersten Schicht fast nur aus verkorkten Zellen; bei 60 cm langen, an der Basis 8 mm, an der Spitze 1 mm dicken Nebenwurzeln, welche Wurzelzweige 1.—3. Ordnung entwickelt hatten, war die Interkutis in einer Zone von 5 cm Spitzenabstand in allen Schichten völlig verkorkt.

Bei der mehrschichtigen Interkutis von Phoenix dactylifera beobachtete ich folgende Verhältnisse. Die völlig unverkorkte Zone war bei einer jungen Nebenwurzel einer Keimpflanze 2,75 cm lang.

In einer Zone von 2,75—3 cm Spitzenabstand war die (äusserste) 1. Schicht partiell verkorkt.

„	„	„	„	3—5	„	„	„	„	1. und	2.	„	„	„
„	„	„	„	5—6	„	„	„	„	1.	„	2.	„	völlig	verkorkt
„	„	„	„	6—7	„	„	„	„			3.	„	partiell	„
„	„	„	„	7—8	„	„	„	„	4.	„	5.	„	„	„

An einem jungen etwa 20 cm langen Nebenwurzelzweig 1. Ordnung einer sehr feucht gehaltenen Keimpflanze von Phoenix zeigte sich die äusserste Interkutisschicht schon in einer unmittelbar über der Wurzelhaube liegenden Zone partiell, in einer Zone von 1 cm Spitzenabstand fast völlig verkorkt. Die zweite und dritte Interkutisschicht dieser Wurzelzweige waren in einer Region von 2—3 cm Spitzenabstand partiell, in den älteren Wurzelzweigen völlig verkorkt.

Eine zweite Art der Verkorkung der mehrschichtigen Interkuten finden wir bei den Wasserwurzeln von Phragmites. Hier verkorken die sämtlichen Zellen der äussersten Interkutisschicht schon in der unmittelbar über der Wurzelhaube liegenden Region. In einer Zone von 0,5 cm Spitzenabstand ist auch die zweite Interkutisschicht verkorkt; in einer Zone von 1 cm Spitzenabstand ist die dritte, event. vierte Schicht verkorkt und verdickt und in einer Zone von grösserem Spitzenabstand als 1 cm ist dies bei allen Schichten der Fall.

Ähnlich wie bei den Wasserwurzeln von Phragmites scheint sich die Interkutis bei Ananassa macrodontes bezüglich der Verkorkung zu verhalten.

Bei den Nebenwurzeln von Phragmites und Phoenix kommen in der schon völlig im Sekundärstadium befindlichen Interkutis kleinere, auf dem Querschnitt mehrere Zellen breite Stellen vor, an welchen die Zellen des unter der Interkutis liegenden Sklerenchymcylinders nur die Interkutiszellen dünnwandig und die letzteren mit Ausnahme der in den äussersten Schichten liegenden Zellen unverkorkt sind. Es sind dies die in der Literatur schon öfter beschriebenen Stellen, an welchen Wurzelzweige in der Bildung begriffen sind. Bei den von grossen, durch Zerreissen des Rindenparenchyms entstandenen Luftgängen durchzogenen Nebenwurzeln von Phragmites communis grenzen solche dünnwandige Stellen an eine noch lebende, nicht kollabierte Partie von Rindenparenchym. Firtsch (1896, S. 349) nimmt mit Vonhöne (1880, S. 270) an, dass an den betreffenden Orten membranlösende Fermente wirksam sind. Die von Siedler (1892, S. 414) beschriebenen dünnwandigen „Durchgangsstellen“ seiner „Suberoide“ [1]) sind zum Teil wahrscheinlich ähnlicher Natur wie die eben besprochenen dünnwandigen Partien von Phragmites und Phoenix.

Getrennt von den typischen mehrschichtigen einheitlichen Interkuten wollen wir die mehrschichtigen Interkuten von Canna indica und Musa Ensete besprechen. Diese Interkuten sind vielleicht als reduzierte mehrschichtige Interkuten aufzufassen, denn bei diesen Wurzeln verkorkt die entwicklungsgeschichtlich zur Interkutis gehörende subepidermale Schicht niemals, sondern deren in der Grösse den Aufzellen ähnlichen Elemente (Taf. IV, Fig. 67 sep.) nehmen dieselben Reaktionen an

[1]) Siehe die Bemerkung auf Seite 36.

wie die Wände der Aufzellen. Die unter der Subepidermalschicht liegenden Zellschichten verkorken, und zwar in der Weise, dass zunächst einzelne Gruppen von Zellen, die mehreren Schichten angehören, davon betroffen werden, so dass also wiederum eine Zone zur Ausbildung kommt, in welcher das verkorkte Gewebe der Interkutis von unverkorkten Zellgruppen durchsetzt ist. In älteren Wurzelzonen sind diese unverkorkten Stellen nicht mehr vorhanden. Bei jungen Nebenwurzeln von Canna indica sind die in Rede stehenden Verhältnisse folgende:

In einer Region von 5 cm Spitzenabstand zeigen sich Gruppen von Zellen der zweiten (d. h. der unter der Subepidermalschicht liegenden) und dritten Interkutisschicht verkorkt. Diese Zellenkomplexe sind in der angegebenen Zone vier bis fünf Zellen breit. Die unverkorkten Zellenkomplexe lassen sich bis in eine Region von 12 cm Spitzenabstand verfolgen; sie werden nach der Wurzelbasis zu enger, weil die an ihren Flanken liegenden Zellen nach und nach verkorken. In den Wurzelteilen von grösserem Spitzenabstand als 12 cm sind die Zellen der drei innersten Interkutisschichten sämtlich verkorkt.

Die Interkutis der Nebenwurzelzweige von Canna indica ist zweischichtig; die subepidermalen Interkutiszellen erhalten jedoch ebenfalls nie Suberinlamellen, wohl aber die Zellen der zweiten Schicht. Ähnlich wie bei Canna indica verhält sich die Interkutis bei Musa. An 40—42 cm langen, reichlich verzweigten Wurzeln, deren jüngste Wurzelzweige in einer Zone von etwa 3,5 cm Spitzenabstand lagen, zeigte sich die Subepidermalschicht in der ganzen Länge der Wurzel mit Membranen versehen, die stofflich mit den Wurzelhautwänden übereinstimmten. In einer Zone von 3—4 cm Spitzenabstand waren einzelne Elemente der zweiten Interkutisschicht[1]) verkorkt; die Zahl der verkorkten Zellen stieg mit zunehmender Entfernung der Interkutis vom Vegetationspunkt. In einer Zone von 10 cm Spitzenabstand war die zweite Interkutisschicht, an der Wurzelbasis auch die dritte Schicht völlig verkorkt; die vierte Schicht war auf der ganzen Wurzel unverkorkt. Bei älteren Wurzeln war auch diese innerste Schicht verkorkt.

5. Die Kurzzellen-Interkutis.

Kurzzellen-Interkuten wollen wir diejenigen einschichtigen Interkuten nennen, welche aus Endodermzellen und typischen Kurzzellen bestehen. Es sind die am längsten bekannten Interkuten, die seit ihrer Auffindung durch Meyen (1830, S. 96 und 163) wiederholt, namentlich in den am Eingang dieses Kapitels schon besprochenen Arbeiten von Schleiden (1849, S. 284), Schacht (1856, S. 285), Chatin (1856, S. 7), Fockens (1857, S. 43), Oudemans (1861, S. 9), Leitgeb (1864, S. 148, 1865, S. 214), Nikolai (1865, S. 67), v. Höhnel (1877, S. 639), A. Meyer (1883, S. 562), Juel (1884, S. 8), van Wisselingh (1886, S. 4), Keller (1889, S. 38), A. Meyer (1891, S. 218 u. a. St.), Meinecke (1894, S. 195) mehr oder minder eingehend beschrieben wurden.

Befassen wir uns zunächst mit der Entwicklungsgeschichte, speziell mit der Entstehung der Kurzzellen-Interkuten am Meristemkegel der Wurzel. Von den älteren Autoren haben Oudemans (1861, S. 15) und besonders Leitgeb (1864, S. 150 und 1865, S. 214) hervorgehoben, dass die Kurzzellen-Interkutis der Orchideenluftwurzeln in der Nähe des Vegetationsscheitels angelegt wird und „schon vom Urparenchym aus als eine sowohl von der Wurzelhülle als auch von der Rinde scharf begrenzte Zellreihe“ verläuft. Besser als diese allgemein gehaltenen Angaben unterrichten uns

[1]) D. h. der unter der Subepidermalschicht liegenden Zellreihe.

spätere Arbeiten, in welchen für mehrere Pflanzen, bei denen ich Kurzzellen-Interkuten nachgewiesen habe, die Gliederung des Wurzelmeristems genau beschrieben ist. Bei der Verwertung dieser Angaben muss allerdings berücksichtigt werden, dass die Autoren selbst die Entstehung der Kurzzellen-Interkuten in sehr vereinzelten Fällen verfolgten und meist nur die Ausgliederung einer „Subepidermalschicht“ beschreiben. Bei einzelnen in Frage kommenden Arbeiten wird die hypoderme Schicht überhaupt nicht erwähnt.

Nach den vorliegenden Daten lassen sich drei Typen für die Ausgliederung der Kurzzellen-Interkuten aufstellen:

1. Die Kurzzellen-Interkutis bedeckt den ganzen Meristemkegel als eine von den Initialen anderer Gewebe völlig unabhängige Schicht, in welcher die Teilungen nur in radialer Richtung vor sich gehen. Dieser Typus kommt nach Angaben von Erikson (1878, S. 405 u. 410) bei Menyanthes trifoliata und minder scharf ausgeprägt bei Hoya carnosa, nach Angaben von Flahault (1878, S. 104) bei Fraxinus excelsior vor.

2. Die Kurzzellen-Interkutis lässt sich als selbständige Schicht bis an die zentrale Gewebemasse des Meristemkegels verfolgen. Ihre Initialien entstehen — wenige Zellen vom Scheitelpunkt des Vegetationskegels entfernt — aus den Urinitialen für Wurzelhaube, Wurzelhaut, Interkutis und Rindenparenchym. Dieser Typus liegt nach Beschreibungen von Treub (1876, S. 19 u. 28) höchstwahrscheinlich bei Rhodea japonica, Vanilla planifolia und Stanhopea insignis, nach de Bary (1877, S. 237) vielleicht auch bei Oncidium spez. vor.

3. Die Interkutis lässt sich nicht bis zum Scheitel des Vegetationspunktes verfolgen, sondern ihre Initialen liegen in relativ weiter Entfernung vom Meristemscheitel und haben mit den angrenzenden Parenchymzellschichten gemeinsame Urinitialen. Dieser Typus scheint nach der Schilderung von Treub (1876, S. 28) bei Listera ovata und Orchis maculata, Allium Cepa (l. c. S. 16), Ruscus aculeatus, Hyacinthus (l. c. S. 13), Clivia miniata (l. c. S. 19) und bei mehreren Araceen (l. c. S. 32) vorzukommen. In Bezug auf die Araceen sagt Treub (1876, S. 32): „Les cellules, qui bordent le périblème, le dermatogène à part, conservent jusqu'à une grande distance du sommet la fonction d'initiales secondaires“. Auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Flahault (1878, S. 43 und 44) machen die Entstehung der Kurzzellen-Interkuten in der eben geschilderten Weise (für Ruscus aculeatus, Allium Cepa, Hyacinthus orientalis, Clivia miniata) wahrscheinlich.

Die Differenzierung der Kurzzellen-Interkuten in Kurz- und Langzellen erfolgt nach Leitgeb (1864, S. 150) bei Hartwegia comosa erst da, wo die Interkutis „allmählich unter der Wurzelhaube hervorzutreten beginnt“, bei den Orchideenluftwurzeln (1865, S. 224) „meist zugleich mit der Ablagerung der sekundären Schichten in den Zellen der Wurzelhäute. Nach meinen Beobachtungen werden die Kurzzellen ganz allgemein in den unter der Wurzelhaut liegenden Teilen der Interkutis angelegt. Bei Agapanthus praecox besteht die Kurzzellen-Interkutis in ihren jüngsten Stadien aus gleich grossen Zellen. Aus fast jeder von diesen wird sehr bald eine neue Zelle abgegliedert, indem sich eine auf dem Tangentialschnitt schwach gebogene Wand an die der Wurzelspitze zugewendete Seite der Querwände ansetzt.

Die neue Zelle erscheint auf dem tangentialen Längsschnitt zunächst annähernd spaltenförmig, später halbkreisförmig und schliesslich kreisförmig. Manchmal entstehen die Kurzzellen-Interkuten auch in der Art, dass aus den Urzellen der Interkutis durch eine schräg stehende Radialwand eine auf dem Tangentialschnitt dreiseitige Zelle herausgeschnitten wird. Unmittelbar über der Wurzelhaube oder in geringem Abstand von dieser beginnen bei allen von mir

untersuchten Kurzzellen-Interkuten die Langzellen zu verkorken. Ich fand die jüngsten verkorkten Langzellen

bei Nebenwurzeln	von	Vallota purpurea	in	einer	Zone	von	5—7	mm	Spitzenabst.,
„ älteren Nebenwurzeln	„	Lycoris radiata	„	„	„	„	9—10	„	„
„ ganz jungen Nebenwurzeln	„	Lycoris radiata	„	„	„	„	20	„	„
„ Nebenwurzeln	„	Crinum amabile	„	„	„	„	10—15	„	„
„ älteren Nebenwurzeln	„	Iris sibirica	„	„	„	„	10—20	„	„
„ ganz jungen Nebenwurzeln	„	Aspidistra elatior	„	„	„	„	15—20	„	„
„ älteren Nebenwurzeln	„	Aspidistra elatior	„	„	„	„	3—4	„	„

van Wisselingh (1886, S. 14) fand an Wurzeln von Convallaria majalis und Funkia ovata, welche im Monat August gesammelt waren, die jüngsten verkorkten Langzellen in einer Zone von 10 mm Spitzenabstand. Die Grösse dieses Spitzenabstandes ist nach van Wisselinghs (1886, S. 14) Ansicht sehr abhängig von der Jahreszeit; die obigen Angaben zeigen, dass der betreffende Abstand an älteren Wurzeln kleiner ist als an jüngeren. Die Verkorkung geht bei den normalen Kurzzellen-Interkuten immer so vor sich, dass alle Langzellen einer Querschnittszone von ihr fast gleichzeitig betroffen werden.

Die Verdickung der Langzellen beginnt unmittelbar nach der Verkorkung; bei jungen Wurzeln von Aspidistra elatior erreicht sie schon in den 6—8 cm hinter der Wurzelspitze liegenden Zellen fast ihren höchsten Grad. Die Verdickungslamellen bestehen in diesen Zellen noch aus reiner Cellulose und erst in den der Basis mehr genäherten Zellen aus verholzter Cellulose. Bei Iris sibirica liegt die Zone, in welcher die Wände der Langzellen ihre endgültige Dicke erreichen, dem Vegetationspunkte noch näher als bei Aspidistra.

Die Kurzzellen erhalten in den unmittelbar hinter der Wurzelhaube liegenden Interkutisteilen ihre definitive Ausbildung; besitzen sie kappenartig verdickte Aussenwände, so entstehen diese ebenfalls in einer Interkutiszone von sehr geringem Spitzenabstand, wie Seite 54 schon gezeigt wurde.

Betrachten wir nun den Bau der Kurzzellen-Interkuten in der Absorptionszone der Wurzel. In Bezug auf den Anschluss an die angrenzenden Gewebe gilt von der Kurzzellen-Interkutis das Seite 37 Gesagte. Intercellularen entstehen in der Kurzzellen-Interkutis nur bei Bildung von Pneumathoden. Man vergl. hierzu die Angaben von Leitgeb (1865, S. 204), Prillieux (1879, S. 276 ff.), Schimper (1884, S. 257), Janczewski (1885, S. 55 ff.), Richter (1902). Die Anordnung der Kurz- und Langzellen auf dem Tangentialschnitt ist bekannt. Nach den Angaben von Oudemanns (1861, S. 13 u. 25), Leitgeb (1865, S. 179), van Wisselingh (1886, S. 12) enthalten die Interkuten der Orchideenluftwurzeln fast stets ebensoviel Kurzzellen als Langzellen. Bei Cattleya crispa fand Leitgeb (l. c.) mitunter sogar zwei Kurzzellen in der Längsrichtung unmittelbar übereinander liegen, so dass in diesem Falle die letzteren in der Überzahl vorhanden wären.

Bei den Kurzzellen-Interkuten der Erdwurzeln sind fast immer die Kurzzellen in geringerer Zahl vorhanden als die Langzellen. Die gleiche Beobachtung hat auch van Wisselingh (1886, S. 13) gemacht. Die einzelnen Pflanzen verhalten sich dabei verschieden. Bei den Nebenwurzelzweigen von Iris germanica und Hemerocallis fulva ist die Zahl der Langzellen nur wenig höher wie die der Kurzzellen (Taf. III, Fig. 56); etwas mehr überwiegen die Langzellen bei Agapanthus praecox, Lycoris radiata, Hymenocallis cariboea, Vallota purpurea, Aspidistra elatior und in noch höherem Grade bei Acorus Calamus und Crinum amabile. Übrigens ist auch an einzelnen Luftwurzeln die Zahl der Kurzzellen kleiner als die der Langzellen, z. B. bei Anthurium Andraeanum. Die von

Keller (1889, S. 39) beschriebenen Luftwurzel-Interkuten von Dikotylen, bei welchen Kurzzellen nur sehr „selten“ vorkommen sollen, werden später Berücksichtigung finden.

Wir müssen nun noch die Veränderungen besprechen, welche die Kurzzellen-Interkuten mit zunehmendem Alter der Wurzeln erleiden.

Wiederholt wird in der Literatur angegeben, dass einschichtige Interkuten durch Tangentialteilungen Kork bilden können. Nach meinen Erfahrungen ist dies aber nie der Fall. van Tieghem (1866, S. 165), welcher keinen Unterschied zwischen Korkzellen und Endodermzellen zu machen scheint, hat zuerst die einschichtige Interkutis ganz allgemein als „capable de former par ses divisions successives une épaisse couche subéreuse“ bezeichnet. Es zeigt sich aber, dass die neuerdings mit Bezug auf eine Bemerkung gleichen Inhalts von van Tieghem (1891, S. 678) genannten Pflanzen alle mehrschichtige Interkuten besitzen. Nach einer speziellen Angabe van Tieghems (1871, S. 153) und einer Notiz von Olivier (1880, S. 72) soll die Kurzzellen-Interkutis von Monstera repens durch tangentiale Zellteilungen Kork bilden können; Lierau (1888, S. 20 u. 35) behauptet dasselbe von den Kurzzellen-Interkuten mancher Monsteroideen und Anthurieen und sagt geradezu: „die Endodermis (d. i. die Interkutis) dieser Araceae ist im späteren Alter physiologisch als eine Phellogenschicht aufzufassen“. Ich halte diese Angaben nicht für richtig. Schon Leitgeb (1865, S. 219) berichtet, dass die Korkbildung bei den Araceenluftwurzeln in den unterhalb der Interkutis liegenden Parenchymzellen beginnt. Ich habe dasselbe bei Anthurium Andraeanum beobachtet. Die hier unter den Kurzzellen beginnende Korkbildung (Taf. II, Fig. 28 ko.) breitet sich seitlich dadurch aus, dass benachbarte, unmittelbar unter der Interkutis liegende Parenchymzellen durch tangentiale Teilung ein oder zwei Reihen von Korkzellen bilden, deren beträchtlich grosser radialer Durchmesser auf Querschnitten besonders auffällt. Die Korkbildung erstreckte sich bei den untersuchten Wurzeln von Anthurium oft auf den halben Umfang eines Wurzelquerschnitts. Die über dem Kork liegenden Teile der Interkutis und Wurzelhaut werden mit der Zeit abgestossen. Neuerdings hat auch Richter (1901, S. 20 u. 28) nachgewiesen, dass bei Luftwurzeln von Pothos celatocaulis N. E. Brown und Monstera acuminata C. Koch die Korkbildung unterhalb der Interkutis ihren Anfang nimmt. Auch bei den Wurzeln anderer Monocotylen, z. B. von Clivia, Crinum amabile, Crinum giganteum und Dicotylen, z. B. Hoya carnosa bildet sich der Kork durch Teilung der nahe der Interkutis liegenden Parenchymzellschichten (vergl. auch Keller 1889, S. 30, 28 u. an a. St.). Während also die Angaben über Zellteilung der Interkutis zum Zweck der Korkbildung mindestens sehr zweifelhaft erscheinen, wissen wir andrerseits, dass bei manchen Dikotylen eine Kammerung der Langzellen mit zunehmendem Alter erfolgt. Die erste dahingehende Beobachtung hat A. Meyer (1883, S. 562) bei Gentiana lutea gemacht. Hier teilen sich die anfangs relativ dünnwandigen Langzellen mit zunehmendem Dickenwachstum der Wurzel durch eine Längswand, wobei sie ihre Membranen gleichzeitig unter Bildung von Tüpfeln verdicken. Später hat Juel (1884, S. 11) gesehen, dass sich die Langzellen bei Erythraea vulgaris und E. Centaurium durch zahlreiche Querwände kammern, wenn das Dickenwachstum der Wurzel beginnt. Über die stoffliche Natur der neu auftretenden Teilwände erfahren wir bei Juel nichts. Bei Clematis recta finden sich in den durch Cambiumtätigkeit schon etwas verdickten Teilen der Wurzel ebenfalls neue Querwände in den Langzellen, welch letztere hier nur etwa 2—3 mal länger als breit sind (Taf. II, Fig. 45). Hier werden in jeder Zelle nur eine oder zwei neue Wände gebildet, die sich an die getüpfelten Celluloselamellen der Mutterzellen ansetzen, feine Tüpfelung erhalten und reine Cellulosereaktion geben.

Betrachten wir nunmehr die Veränderungen, welche die Kurzzellen betreffen. Bei vielen

Interkuten, namentlich solchen mit Kurzzellenkappen ist eine Veränderung der Kurzzellen im Alter der Interkutis nicht bemerkbar, dagegen treten bei anderen Interkuten eine Reihe von Erscheinungen ein, welche wahrscheinlich bezwecken, die Kurzzellen unwegsamer zu machen. Es geschieht dies öfters durch lokale Korkbildung in den der Kurzzelle benachbarten Parenchymzellen der Rinde. Die ersten hierhergehörigen Beobachtungen hat Leitgeb (1865, S. 219) an Luftwurzeln von Hartwegia comosa, Hoya carnosa, und denen einiger Araceen mit meist einschichtigem Velamen gemacht. Keller (1889, S. 39) hat gegenüber Leitgeb allerdings betont, dass er eine lokale Korkbildung bei Hoya carnosa (unterhalb der Kurzzellen) nicht beobachten konnte. Die Darstellung Leitgebs ist aber in allen Punkten zutreffend. Bei Anthurium Andraeanum treten bei der in Rede stehenden Korkbildung in zwei oder drei unmittelbar an eine Kurzzelle angrenzenden Rindenparenchymzellen je ein bis zwei tangentiale Wände auf (Taf. II, Fig. 28, ko.). Die äusseren der so gebildeten Zellen verkorken; die äussersten dehnen sich ausserdem in radialer Richtung etwas und wölben sich in den Raum der Kurzzelle, die selbst nicht verkorkt, vor. Die inneren Teilzellen der Korkmutterzellen fand ich meist unverkorkt, so lange sich die Korkbildung seitlich noch nicht ausgebreitet hatte. Dieselbe lokale Korkbildung sah ich auch bei Hoya carnosa an Erdwurzeln; sie findet sich hier nur unter einzelnen Kurzzellen und kommt in derselben Weise wie bei den Araceen zustande. Ähnliches findet sich ferner bei den Erdwurzeln von Ruscus aculeatus und Vincetoxicum officinale. Schon Juel (1884, S. 11 u. S. 15) gibt an, dass unter den Kurzzellen von Ruscus Zellen mit schwefelsäureunlöslichen Wänden liegen und dass bei Vincetoxicum an derselben Stelle eine nachträgliche Zellteilung vorkomme. Es liess sich leicht nachweisen, dass es sich in beiden Fällen um ganz dieselbe Korkbildung handelt, wie sie eben für Hoya und Anthurium Andraeanum beschrieben worden ist, — was Juel (1884, S. 11) übrigens vermutet hatte. Während bei den bisher beschriebenen Fällen die den Abschluss der Kurzzellen bewirkenden Zellen durch nachträgliche Zellteilung entstehen, erfolgt die Ausschaltung der Kurzzellen an den dünneren Nebenwurzelzweigen von Iris germanica und Asparagus Sprengeri einfach dadurch, dass die an die Kurzzellen angrenzenden Rindenparenchymzellen normal verkorken, ohne sich vorher zu teilen. In eigenartiger Weise werden nach Meinecke (1894, S. 164) die Kurzzellen zuweilen bei Epidendrum equitans verstopft. (Vergl. auch die Figurenerklärung bei Meinecke.) Es stülpen sich hier manchmal die oben und unten die Kurzzellen begrenzenden dickwandigen Langzellen in den Raum einer Kurzzelle in Form von zwei schnabelartigen Fortsätzen so weit vor, dass sie in der Mitte der Kurzzelle aufeinanderstossen (siehe die Abbildung 9 a bei Meinecke l. c.); an den auf diese Weise nicht verstopften Partien verdicken die Kurzzellen in seltenen Fällen auch ihre eignen Wände, so dass an Stelle einer früheren dünnwandigen Kurzzelle ein nahezu massiver Membranknopf zu liegen kommt. Ob die von van Wisselingh (1886, S. 12) in einzelnen Kurzzellen von Vanilla planifolia beobachteten Zellteilungen in Beziehung zu den hier besprochenen Tatsachen stehen, habe ich nicht entschieden.

Im Anschluss an die Kurzzellen-Interkuten können zweckmässigerweise noch diejenigen Interkuten besprochen werden, die als Übergangsformen zwischen einheitlichen einschichtigen und Kurzzellen-Interkuten anzusehen sind. Hierher gehört die einschichtige Interkutis der Nebenwurzeln von Caladium hybridum hort., welche längere verkorkte Endodermzellen, ferner längere unverkorkte, den Endodermzellen gleichgeformte Zellen und schliesslich typische Kurzzellen führt, welch letztere in derselben Weise wie bei den typischen Kurzzellen-Interkuten mit den längeren Zellen alternieren. In dieser Interkutis werden die unverkorkten Stellen gebildet von einzeln liegenden Kurzzellen oder von Zellgruppen aus einer Kurzzelle und angrenzenden Langzellen, (Taf. IV, Fig. 69). Bei den

Nebenwurzelzweigen von Caladium hybridum kommen zwar ebenfalls noch kürzere und längere Zellen in der Interkutis vor, doch in ganz regelloser Anordnung. Die unverkorkten Stellen werden hier meistenteils von Zellgruppen aus mehreren längeren und kürzeren Zellen oder aus einer dieser beiden Zellformen gebildet (Taf. IV, Fig. 70). Interkuten, wie sie bei Caladium hybridum vorkommen, scheinen häufiger zu sein. Nach van Wisselingh (1886, S. 11 u. 13) bestehen die einschichtigen Interkuten von Aristolochia Clematitis und A. Serpentaria aus Zellen von annähernd gleicher Grösse. Die unverkorkten Stellen dieser Interkuten werden einmal von einzelnen Zellen gebildet, welche mit den verkorkten Zellen regelmässig alternieren, ferner aber auch von Gruppen aus zwei oder mehreren Zellen. Keller (1889, S. 39) beobachtete bei mehreren Dikotylen (Begonia, Norantea guyanensis, Rubus moluccanus, Marcgravia paradoxa, Piper nigrum) einschichtige Interkuten, die nur vereinzelt liegende und unregelmässig mit den Langzellen abwechselnde Kurzzellen führen; auch diese Interkuten gehören vielleicht hierher.

6. Die gemischte Interkutis.

Als gemischte Interkuten wollen wir diejenigen mehrschichtigen Interkuten bezeichnen, die in ihrer Aussenschicht Kurzzellen und relativ lange Endodermzellen, in den übrigen Schichten nur Endodermzellen führen; es sind diese Interkuten also gleichsam durch Vereinigung von Kurzzellen-Interkuten mit einheitlichen Interkuten entstanden. Die gemischten Interkuten sind wiederholt gesehen worden z. B. von Olivier (1880, S. 80 ff.). Dieser übersah die Kurzzellen ihrer Aussenschicht und rechnete diese Interkuten infolgedessen zu den „Suberoiden“. Juel (1884, S. 9) beschrieb die Aussenschicht der gemischten Interkuten in einigen Fällen als epidermoidale Schicht, die Innenschichten als „Suberoid“. van Wisselingh (1886, S. 5) war der erste, welcher diese Interkuten zu den Endodermen rechnete.

Wie die mehrschichtigen einheitlichen Interkuten scheinen die gemischten Interkuten durch tangentiale Teilung einer einreihigen Initialschicht am Vegetationspunkt zu entstehen, wie dies Olivier (1880, S. 80) für einen Fall (Asparagus officinalis) zeigte. Ebenso wie bei den einheitlichen mehrschichtigen Interkuten werden die einzelnen Schichten, wie auch van Wisselingh für einen Fall (Hemerocallis) angibt, in den unter der Wurzelhaube liegenden Wurzelregionen differenziert. Die fertig ausgebildeten Interkuten stellen mitunter dickwandige Gewebe vor, deren Zellen auf dem Querschnitt und dem radialen Längsschnitt miteinander alternieren. Die Zahl ihrer Einzelschichten schwankt bei den untersuchten Pflanzen von 2—7. (Taf. III, Fig. 61 in.). In der Aussenschicht wechseln wie bei den Kurzzellen-Interkuten Kurz- und Langzellen miteinander ab; doch sind stets die Kurzzellen in der Minderzahl. Bei einzelnen Pflanzen kommen an den normalen Wurzeln noch relativ viel, an den Speicherwurzeln dagegen sehr wenig Kurzzellen vor. So enthalten z. B. die nicht verdickten Nebenwurzeln von Hemerocallis und die Nebenwurzeln der Keimpflanzen von Asparagus officinalis relativ viel Kurzzellen, während diese an den knollenbildenden Wurzeln von Hemerocallis und den 5—6 mm dicken, horizontal liegenden Nebenwurzeln mehrjähriger Pflanzen von Asparagus officinalis fast gänzlich fehlen. Diese Erscheinung kommt vielleicht auch bei Yucca draconis und Yucca pendula vor, an deren „dicken Wurzeln“ Juel (1884, S. 9) Kurzzellen nicht auffinden konnte, während er solche in den „zartesten Teilen“ der Wurzel beobachtete. Die Erklärung Juels (1884, S. 9), dass die Kurzzellen bei dieser Pflanze nachträglich „in die Länge“ wachsen und deswegen schliesslich von den Langzellen nicht mehr zu unterscheiden sind, halte ich für unwahr-

scheinlich, sondern vermute, dass bei Yucca Kurzzellen in Speicherwurzeln oder bestimmten Regionen derselben von vornherein nicht angelegt werden. Nach meinen Erfahrungen fehlen die Kurzzellen auch in der Interkutis der knollenbildenden Nebenwurzeln von Asparagus plumosus.

Die Innenschichten der mehrschichtigen Interkuten bestehen aus langgestreckten, prismatischen Zellen; nur bei Hemerocallis fulva liegen in den inneren Interkutisschichten vereinzelte nahezu isodiametrische verkorkte Endodermzellen (s. S. 55) neben ganz langen Endodermzellen.

Über den Entwicklungsgang der gemischten Interkuten in den älteren Wurzelteilen war bisher nichts bekannt. Interessant ist in dieser Beziehung besonders die Art der Verkorkung. Nach meinen Beobachtungen beginnt diese in der äussersten Schicht, greift erst nach einiger Zeit auf die nächst innere Schicht über und schreitet dann von hier aus allmählich nach innen zu fort. Die gemischten Interkuten junger (normaler) Wurzeln lassen sich infolgedessen in drei Zonen gliedern, von denen die erste an der Spitze liegt und völlig unverkorkt ist, die zweite anscheinend auf die absorbierenden, die dritte auf die älteren basalen Wurzelteile beschränkt ist. In der Mittelzone besteht die gemischte Interkutis gleichsam aus einer Kurzzellen-Interkutis und lückenlos daran anschliessenden Meristemzellschichten, in der basalen Region gleichsam aus einer Kurzzellen-Interkutis mit darunter gelagerter einheitlicher Interkutis.

Die Länge dieser drei Interkutiszonen ergibt sich aus nachstehender Tabelle:

I. Gemischte Interkuten.

Name der Pflanze	Beschaffenheit der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der völlig unverkorkten Interkutiszone in cm	Länge der Mittelzone der Interkutis in cm	Länge der Basalzone der Interkutis in cm
Iris germanica	junge, noch unverzweigte Nebenwurzeln (Juni 1899)	20—25	ca. 2	4—6	12—19
Iris pumila	junge, noch unverzweigte Nebenwurzeln (Mai 1899)	19—20	ca. 2	8—10	7—10
Hemerocallis fulva	jüngere normale, nicht knollig verdickte Nebenwurzeln	18—20	ca. 2	8—10	6—10
Asparagus Sprengeri	jüngere, noch nicht knollig verdickte Nebenwurzeln	21—25	1—2	11—12	7—13
	stellenweise knollig verdickte Nebenwurzeln	19—25	1—2	7—9	8—17

Zu dieser Tabelle ist noch zu bemerken, dass bei den speichernden, sich stellenweise knollig verdickenden Nebenwurzeln von Asparagus Sprengeri die Grenze zwischen Mittelzone und Basalzone der Interkutis gewöhnlich am jüngsten Teil der knollig verdickten Wurzelzone liegt. Allgemein ist zu beobachten, dass bei ganz jungen Wurzeln, z. B. bei 5—6 cm langen Wurzeln von Hemerocallis fulva die Mittelzone der Interkutis sich bis zur Basis der Wurzel erstreckt.

Die Verkorkung wird in der Mittelzone der Interkutis bei Hemerocallis und bei Asparagus Sprengeri in der Weise eingeleitet, dass alle in einem Spitzenabstand von 1—2 cm liegenden Langzellen der Aussenschicht ungefähr gleichzeitig verkorken; dagegen erfolgt sie in der Mittelzone von

Iris germanica und Iris pumila so, dass zunächst einzelne in Gruppen liegende und erst nach und nach die übrigen Langzellen der Aussenschicht verkorken. Erst in einer Zone von 4—6 cm Spitzenabstand waren bei diesen Pflanzen alle Langzellen der Aussenschicht verkorkt.

Betrachten wir nun die Ausbildung der basalen Interkutiszone junger Wurzeln. Die Aussenschicht enthält in dieser Zone noch typische unverkorkte Kurzzellen bei Asparagus Sprengeri; bei Hemerocallis fulva und anscheinend auch bei Iris germanica dagegen besitzt sie gewöhnlich nur verkorkte Zellen, weil die in der Mittelzone unverkorkten Kurzzellen nachträglich verkorken. (Siehe S. 55.)

Die Verkorkung der Innenschichten erfolgt in der Weise, dass sie immer erst auf eine innere Schicht übergreift, wenn die nächst äussere Schicht völlig verkorkt ist. So sah ich z. B. an jungen unverzweigten, 25 cm langen Nebenwurzeln von Iris germanica den Beginn der Verkorkung in der zweiten Interkutisschicht in einer Zone von 6—8 cm Spitzenabstand, in der dritten Schicht dagegen erst in einer Zone von 10—12 cm Spitzenabstand erfolgen. Mit zunehmendem Alter der Wurzeln, in dem gewöhnlich reichliche Verzweigung der letzteren erfolgt, verschwindet die hier besprochene Gliederung der gemischten Interkuten, weil die völlig verkorkte Zone sich nach der Wurzelspitze zu allmählich verlängert und schliesslich bis zu dieser hinabreicht. An den dicken Speicherwurzeln mehrjähriger Pflanzen von Asparagus officinalis unterbleibt die Ausbildung der Mittelzone der Interkutis gleichfalls; in der hier nur wenig Kurzzellen führenden Interkutis greift die Verkorkung schon in einer Zone von sehr geringem Spitzenabstand auf die inneren Schichten über. Die bei einzelnen gemischten Interkuten eintretende Verdickung der Zellwände beginnt unmittelbar nach der Verkorkung der Zellen.

7. Die Verbreitung der Interkuten.

Wir wollen nunmehr eine Übersicht über die Verbreitung der einzelnen Interkutisarten zu gewinnen suchen. v. Höhnel (1877, S. 648) musste auf Grund des zu seiner Zeit vorliegenden Beobachtungsmaterials noch annehmen, dass in der Regel die Dikotylen einheitliche einschichtige Interkuten, die Monokotylen Kurzzellen-Interkuten ausbilden. Die heute vorliegenden Daten zeigen, dass eine derartige Verteilung der Interkuten nicht stattfindet. Dagegen scheint es nach den heutigen Beobachtungen sicher zu sein, dass die Dikotylen nur einschichtige Interkuten (einheitliche Interkuten und Kurzzellen-Interkuten), die Monokotylen dagegen alle Interkutisarten besitzen. Ferner bin ich auf Grund meiner Beobachtungen zu dem Ergebnis gekommen, dass bei einzelnen Familien eine ziemliche Konstanz in der Ausbildung der Interkuten eingetreten ist, so dass die betreffende Interkutisart fast zu einem Familiencharakter geworden ist. So scheinen die Familien, welche zu den Reihen der Pandanales, Helobiae, Glumiflorae, Principes, Scitamineae gehören, ferner die Kompositen nur einheitliche Interkuten auszubilden, welche bei den Kompositen, sehr vielen Gramineen und den Familien der Helobiae einschichtig, sonst gewöhnlich mehrschichtig sind.

Dagegen besitzen sicher die Amaryllidaceen und Orchidaceen, anscheinend auch die Primulaceen, Gentianaceen, Oleaceen, Apocynaceen, Asclepiadaceen und Valerianaceen stets nur Kurzzellen-Interkuten. Einzelne Familien sind weniger konstant in der Ausbildung der Interkutisart. So enthalten z. B. die Liliaceen, Iridaceen, Labiaten und Araceen neben Gattungen mit einheitlichen Interkuten solche mit Kurzzellen-Interkuten oder gemischten Interkuten.

Die gemischten Interkuten sind bis jetzt nur bei einzelnen Gattungen der Liliaceen, Amaryllі-

daceen und Iridaceen beobachtet worden. Wir werden noch später (im Kapitel VI) sehen, dass selbst ein und dieselbe Pflanze mehrere Interkutisarten besitzen kann.

Im nachfolgenden gebe ich nach dem Stand der heutigen Kenntnisse ein Verzeichnis aller Interkuten ausbildenden Phanerogamen. Darunter sind mit entsprechendem Hinweis auf das unter Kapitel IV c. Gesagte auch die Pflanzen aufgenommen, welche verstärkte Interkuten besitzen. Die neben den Pflanzennamen stehenden Buchstaben weisen auf die Autoren hin, welche die betreffenden Interkuten gesehen haben. Es bedeutet: v. H. = v. Höhnel (1877, S. 643), J. = Juel (1884, S. 8 u. f.), Ke. = Keller (1889, S. 8 u. f.), Kr. = Kroemer (Ergebnisse der vorliegenden Arbeit), Kra. — Kraemer (1897), L. = Leitgeb (1864, 1865), M. = A. Meyer (1881, 1882, 1883, 1886), N. = Nikolai (1865, S. 33), O. = Olivier (1880, S. 5), P. = Petersen (1894, S. 377 u. f.), Sa. = Sauvageau 1889[I], S. 6, 1889[III], S. 171), Sch. = Schwendener (1874, S. 129), Sh. = Shibata (1900, S. 444 u. f. u. Taf. XXIII), Si. = Siedler (1892, S. 407), S. J. = Siim-Jensen (1901, S. 4), v. T. = van Tieghem (1887, S. 449), v. W. = van Wisselingh (1886, S. 5 u. f.), V. = Voigt 1889), Za. = Zacharias (1879, S. 618). Die bei den Namen der Pflanzen mit mehrschichtigen Interkuten noch ausserdem vermerkten Zahlen geben die Anzahl der Einzelschichten der betreffenden Interkuten an. Zu dem Verzeichnis ist noch zu bemerken, dass die von Keller und einzelne von Nikolai gemachten Angaben einer Nachprüfung bedürfen, weil diese Autoren die Verkorkung der Interkuten nicht bewiesen haben. Wenig zuverlässig erscheinen die Angaben Siedlers, von denen nur einzelne verwendet wurden.

I. Einheitliche einschichtige Interkuten. Potamogetonaceae: Potamogeton perfoliatus (N.), Zostera marina (Sa.), Cymodocea aequorea (Sa.). Najadaceae: Najas major (Sa.). Juncaginaceae: Triglochin palustre (Kr.). Butomaceae: Butomus umbellatus (Kr.). Alismaceae: Sagittaria sagittaefolia (Kr.)[1]. Hydrocharitaceae: Elodea canadensis (N.). Gramineae: Molinia coerulea (N.), Secale cereale (N), Apera spica venti (N.), Zea Mais (Kr.), Panicum crus galli (Kr.), Holcus mollis (Kr.), Sorghum vulgare (Kr.), Saccharum officinarum (Kr.), Arundinaria japonica (Kr.), Bambusa vulgaris (Sh.), Bambusa nana (Sh.), Phyllostachys mitis (Sh.), Ph. bambusoides (Sh.), Ph. puberula (Sh.), Phragmites communis[2], Wurzelzweige 2. Ordnung der Wasserwurzeln (Kr.), Arundinaria Matsumurae (Sh.)[3]. Cyperaceae: Carex paludosa (v. H.), Carex Schreberi (Sch.), C. disticha (Sch.). Araceae: Calla palustris (Kr.), Arum italicum (Kr.), Hydrosme Rivieri (Kr.). Restionaceae: Restio complanatus, R. amblyocoleus, Leptocarpus chilensis, L. ciliaris, Chaetanthus leptocarpoïdes, Lepyrodia scariosa, Elegia deusta, Anarthria laevis, Hypodiscus Willdenowii, Thamnochortus fruticosus, Lyginia barbata, Willdenowia humilis (v. T.). Liliaceae: Gagea lutea (N.), Hyacinthus orientalis (N.), Lilium Martagon (J.), Lilium longiflorum (J.), Tulipa silvestris (J.), T. Gesneriana (J., Kr.), Asphodelus tenuifolius (J.), Smilax aspera (J.), S. monspelliensis (J.), Sm. rotundifolia (J.)[4]), Ornithogalum narbonense (Kr.), Tricyrtis hirta (Kr.), Zygadenus glaberrimus (Kr).

[1]) Siedler (1892) gibt für Sagittaria sagittaefolia ein zweischichtiges Hypoderma an; es sind zwei hypoderme Schichten vorhanden, deren Zellen auf dem Querschnitt in radialen Reihen liegen. Nur die subepidermale Schicht besteht (bei jüngeren Wurzeln) aus Endodermzellen.

[2]) Vergl. die zweite Abteilung dieses Verzeichnisses.

[3]) Es ist wahrscheinlich, dass bei allen Gramineen und Cyperaceen, bei welchen Klinge (1879, S. 4) eine mit der Wurzelhaut lückenlos verbundene „Rindenschicht von grossen, hexagonalen, dünnwandigen Zellen" fand, „die sich in ihrem Bau nicht wesentlich von der Epidermis unterscheidet, die aber genetisch in keinem Zusammenhange mit ihr steht", eine einschichtige einheitliche Interkutis besitzen.

[4]) A. Meyer (1881[I], S. 284 u. f.) hat nachgewiesen, dass andere Smilaxarten mehrschichtige Interkuten besitzen.

Dioscoreaceae: Dioscorea Batatas (Kr.). Iridaceae: Gladiolus communis (J.). Zingiberaceae: Elettaria Cardamomum (M.). Salicaceae: Salix (Kr.). Fagaceae: Quercus Cerris (v. H.), Fagus silvatica (Si.). Betulaceae: Alnus (N.). Moraceae: Ficus barbarta, Erd- und Luftwurzel (Ke.), F. stipulata, Erd- und Luftwurzel (Ke.). Urticaceae: Brosimum Alicastrum, Erd- und Luftwurzel (Ke.). Nymphaeaceae: Victoria regia (Kr.). Ranunculaceae: Ranunculus illyrica (v. H.), Philonotis bulbosus (v. H.), Ph. acris (v. H.). Berberidaceae: Berberis vulgaris (Kr.). Lauraceae: Laurus nobilis (Kr.), Cinnamomum (Kr.). Papaveraceae: Corydalis cava (Kr.). Cruciferae: Cardamine silvatica (v. H.), C. pratensis (Kr.). Rosaceae: Spiraea Ulmaria (v. H.), Comarum palustre (Kr.). Oxalidaceae: Oxalis Acetosella (v. H.). Linaceae: Linum usitatissimum (Kr.). Rutaceae: Diosma rubra (Si.), Ruta graveolens (Kr.). Euphorbiaceae: Mercurialis perennis (Kr.), Phyllanthus pulcher (Kr.), Ricinus communis (Kr.). Vitaceae: Vitis pterophora, Luft- und Erdwurzeln (Ke.), Cissus discolor, Luft- und Erdwurzeln (Ke.), Ampelopsis hederacea (Kr.). Malvaceae: Malva alcea (Si.). Theaceae: Camellia japonica (Si.). Violaceae: Viola silvatica (v. H.), Viola canina (Kr.), Viola odorata (Kra.). Passifloraceae: Passiflora gracilis (Kr.). Cactaceae: Cereus Napoleonis Grah., Luft- und Erdwurzeln (Ke.), Cereus rostratus, Luft- und Erdwurzeln (Ke.). Lythraceae: Cuphea lanceolata (Kr.). Onagraceae: Trapa natans (Kr.), Fuchsia (Si.). Cornaceae: Cornus sanguinea (Si.). Convolvulaceae: Cuscuta Epilinum (Kr.). Labiatae: Galeopsis ochroleuca (Kr.), Satureja hortensis (Si.). Solanaceae: Datura Stramonium (Kr.), Solanum nigrum (Si.), Hyoscyamus niger (S. J.). Scrophulariaceae: Antirrhinum majus (Si. Kr.). Bignoniaceae: Tecoma radicans (Ke.). Curcurbitaceae: Luffa cylindrica (Kr.). Campanulaceae: Lobelia inflata (Si.). Compositae: Petasites vulgaris (N.), Leontodon Taraxacum, Bellis perennis, Erigeron bellidifolium, Senecio vulgaris, Tanacetum vulgaris, Kleinia articulata, Lactuca sativa, Anthemis nobilis, Artemisia Absynthium, Carlina vulgaris, Gnaphalium margareticum, Eupatorium cannabium (Kr.).

II. Einheitliche mehrschichtige Interkuten. Pandanaceae: Pandanus stenophyllus (O.). Typhaceae: Typha latifolia. Sparganiaceae: Sparganium simplex 3. (Si.[1]). Gramineae: Phragmites communis. Wasserwurzeln. Nebenwurzeln 3—4, Wurzelzweig 1. Ordnung 2. Andropogon muricatus Retz. 2. (v. W.). Cyperaceae: Carex hirta 1—3. (Si.). Scirpus lacustris 2. (Si.) Palmae: Phoenix dactylifera. Haupt- und Nebenwurzeln der Keimpflanze 4—6, Nebenwurzelzweig 1. Ordnung 2—3, Wurzelzweig 2. Ordnung 2. (Kr.)[2]). Phoenix Zanzibar. (O.)[3]). Bromeliaceae: Ananassa macrodontes. Nebenwurzel 20. (Kr.). Bromelia longifolia. (Si.[4]). Commelinaceae: Tradescantia virginica 3. (Si.). Juncaceae: Luzula silvatica 2. (v. W.). Liliaceae: Phormium tenax (Kr.). Asparagus plumosus. Knollenbildende Nebenwurzeln 6—8. (Kr.). Smilax (Honduras- und Veracruz-Sarsaparilla (M. v. W.). Musaceae: Musa Ensete 4. (Kr.), Strelitzia augusta (O.). Zingiberaceae: Zingiber officinale Rosc. (M.), Hedychium Gardnerianum 6. (Kr.),

[1]) Siedler (1892, S. 431) gibt für diese Pflanze eine einschichtige Hypodermis und ein zweischichtiges Suberoid an.

[2]) Vergl. hierzu: Olivier (1880), Firtsch (1886, S. 349), Gehrke (1887), Siedler (1892, S. 431).

[3]) Die Beobachtungen von Micheels (1889, S. 32 u. a. a. St.) zeigen, dass die mehrschichtigen Interkuten bei den Palmen sehr verbreitet sind.

[4]) Nach Siedler (1892, S. 429) besitzen die Wurzeln dieser Pflanze eine fünfschichtige Hypodermis und ein vierschichtiges Suberoid.

[5]) Vergl. die dritte Abteilung dieses Verzeichnisses.

H. coccineum (Pe.), Curcuma longa 4. (M., Kr.), Globba marantina 2. (Kr.)[1]. Cannaceae: Canna indica 4. (Kr., Si.)[2], Canna latifolia (Pe.). Marantaceae: Maranta arundinacea 2—5. (Si.)[3].

III. Kurzzellen-Interkuten. Araceae[4]: Acorus Calamus (N.), Anthurium Andraeanum (Kr.), Anthurium Miquelianum (v. W.), Arum maculatum (v. H.), Monstera Lemnei (v. W.), Philodendron bipennifolium (v. W.), ferner alle epiphytischen Araceen, auf deren Aufzählung ich hier verzichten kann. Man vergleiche die Aufstellung bei Leitgeb (1865). Liliaceae: Veratrum album (M.), Allium Cepa (Kr., V.), A. ursinum (v. H.), Allium Schoenoprasum (J.), Scilla peruviana (J.), Veltheimia capensis (J.), Funkia lanciaefolia (J.), F. ovata (v. W.), Agapanthus umbellatus (J., Kr.), Arthropodium paniculatum (J.), Chlorophytum comosum (Hartwegia comosa) (L.), Paris quadrifolia (N.), Convallaria polygonatum (J.), Polygonatum giganteum (v. H.), Convallaria multiflora (J.), Convallaria majalis (N., v. W.), Smilacina stellata (J.), Smilax herbacea (J.), Ruscus hypoglossum (J.), Ruscus aculeatus (J.), Semele androgyna (J.), Ophiopogon japonicus (J.), O. spicatus (J.), Rohdea japonica (J.), Xerotis fluviatilis (J.), Aspidistra elatior (Kr.), Doryanthes Palmeri (J.), Hemerocallis fulva, Nebenwurzelzweige 2. Ordnung (Kr.)[5], Asparagus officinalis, dünne Nebenwurzelzweige (Kr.), Asp. Sprengeri, Nebenwurzelzweige (Kr.)[5]. Amaryllidaceae: Narcissus poeticus (J.), N. Tazzeta (J.), Galanthus nivalis (J.), Sprekelia formosissima (J.), Vallota purpurea (J.), Clivia nobilis (J., Kr.), Clivia miniata (J., Kr.), Haemanthus puniceus (J.), Haemanthus Lindeni (Kr.), Amaryllis Belladona (J.), Pancratium maritimum (J.), Hymenocallis cariboea (J.), Eucharis amazonica (J., Kr.), Crinum bracteatum (N.), Crinum asiaticum (J.), Cr. amabile (Kr.), Cr. giganteum (Kr.), Cr. capense (Kr.). Dioscoreaceae: Tamus communis (v. H.), Dioscorea Decaisneana (v. H.). Iridaceae: Sisyrinchium spec. (J.), Iris germanica, Nebenwurzelzweige, I. florentina, Wurzelzweige, I. pallida, Wurzelzweige, I. sambucina, Wurzelzweige, I. pumila, Wurzelzweige, I. squalens, Wurzelzweige (Kr.)[5], I. sibirica (Kr.), I. Güldenstaedtiana (Kr.), I. graminea (Kr.), I. speudacorus (Kr.). Orchidaceae: Die normalen Wurzeln aller bekannten Orchideen. Siehe hierzu bes. Oudemans (1861, S. 9 und 15), Leitgeb (1865), Meinecke (1894, S. 133). Eine Orchidee, deren Wurzeln eine Interkutis nicht besitzen, ist Neottia Nidus avis. Piperaceae: Piper nigrum (Ke., siehe auch S. 68). Aristolochiaceae: Aristolochia Clematitis (v. W.), A. Serpentaria (v. W., siehe auch S. 68). Ranunculaceae: Ranunculus bulbosus (J.), R. ficaria (v. W.), Actaea spicata (Kr.), Adonis vernalis (Kr.), Clematis recta (Kr.). Saxifragaceae: Parnassia palustris (J.). Rosaceae: Rubus moluccanus (Ke.). Simarubaceae: Ailanthus glandulosa (Kr.). Beoniaceae: Begonia scandens Luft- und Erdwurzeln (Ke., siehe auch S. 68). Hallorrhagidaceae: Myriophyllum species (Kr.). Araliaceae: Hedera Helix (v. H.). Primulaceae: Primula auricula, P. officinalis, P. elatior, P. acaulis (N. v. H.), Glaux maritima (J.), Trientalis europaea

---

[1]) Bei Globba entsteht schon in einer Wurzelzone von geringem Spitzenabstand unter der zweischichtigen Interkutis normaler Kork durch die Tätigkeit eines durch Teilung der angrenzenden Parenchymschichten entstandenen Phellogens. Diese Korkschicht (Fig. 76), deren Zellen auf dem radialen Längsschnitt und Querschnitt in radialen Reihen liegen, darf nicht mit der Interkutis verwechselt werden; vergl. hierzu Petersen (1894, S. 382).

[2]) Juels (1884, S. 12) Angabe, dass Canna indica eine Kurzzellen-Interkutis besitzt, ist unzutreffend.

[3]) Nach Siedler (1892, S. 433) besitzen die Wurzeln dieser Pflanze eine zwei- bis fünfschichtige Hypodermis und darunter ein mehrschichtiges Suberoid (Sklerenchymring?).

[4]) Es scheint, dass besonders die Unterfamilien der Pothoideae und Monsteroideae durch Kurzzellenterkuten charakterisiert sind.

[5]) Vergl. die vierte Abteilung dieses Verzeichnisses.

(J.), Lysimachia vulgaris (J.), Anagallis arvensis (Kr.). Oleaceae: Fraxinus excelsior (Kr.)[1], Syringa vulgaris (Kr.), Jasminum humile (Kr.). Gentianaceae: Erythraea vulgaris (J.), E. centaurium (J.), Gentiana lutea (M.), Menyanthes trifoliata (Kr.). Apocynaceae: Vinca minor (Kr.), Strophantus Wallichii (Kr.), Asclepiadaceae: Vincetoxicum officinale (J., Kr.), Hoya carnosa (L.), Asclepias curassavica (J.). Labiatae: Coleus Blumei (v. H.), Lamium album (v. H.), Ajuga genevensis (Kr.), Stachys germanica (Kr.), St. recta (Kr.), Salvia pratensis (Kr.), Mentha piperita (Kr.). Scrophulariaceae: Scrophularia nodosa (J.), Gratiola officinalis (J., Kr.), Veronica longifolia (Kr.). Gesneraceae: Columnea splendens Hook (Ke.). Rubiaceae: Coffea arabica (Kr.), Psychotria emetica (Kr.). Valerianaceae: Valeriana officinalis (Za.).

IV. Gemischte Interkuten. Liliaceae: Asparagus officinalis, Nebenwurzeln von 2—3 mm Dicke 2—4, Nebenwurzeln von 5—6 mm Dicke ca. 7. (Kr.). Asparagus Sprengeri, Nebenwurzeln 3. (Kr.). Asparagus verticillatus (J.). Dracaena Draco (J.). Dr. rubra (J.). Dr. cannaefolia (J.). Yucca draconis (J.). Y. pendula (J.). Y. gloriosa 5. (Si.) Hemerocallis fulva, Nebenwurzeln 3—4 (Kr., v. W.). Asphodeline lutea 3—4. (Kr.)[2]). Amaryllidaceae: Agave densiflora (J.). A. americana (Si.). Iridaceae: Iris germanica, Nebenwurzel 3. (Kr.), Iris pumila, Nebenwurzel 3. (Kr.), Iris florentina, I. pallida, I. squalens, I. sambucina, in allen Fällen Nebenwurzeln. (Kr.)

C. Verstärkte Interkuten.

Als verstärkte Interkuten wollen wir diejenigen Wurzelhypodermen bezeichnen, welche aus einer Interkutis und einer lückenlos daran anschliessenden ein- oder mehrschichtigen, mechanisch wirksamen Lage festgefügten (intercellularraumfreien) Parenchyms, Kollenchyms oder Sklerenchyms bestehen. Dabei mag betont werden, dass es im Einklang mit dem in dieser Arbeit in Anwendung gebrachten Hypodermbegriff (s. S. 32) steht, diese peripheren Gewebe der Wurzeln in ihrer Gesamtheit als Hypodermis anzusehen, da die morphologisch zwar verschiedenen Gewebe darin übereinstimmen, dass sie die Epidermis in ihren Funktionen unterstützen und also auch in dieser Hinsicht zusammengehören. Bei einer anderen Betrachtungsweise des vorliegenden Stoffes könnte man natürlich die in Frage kommenden Kollenchym- oder Sklerenchymschichten auch von den Interkuten als rein mechanisch wirkende Gewebe trennen. An der Innenseite grenzen die verstärkten Interkuten bisweilen an Intercellularen. Wir wollen zunächst die Fälle berücksichtigen, in welchen festgeschlossene Parenchymzellschichten die Verstärkung der Interkuten bewirken. In den mir bekannten Fällen dieser Art sind die Interkuten selbst relativ dünnwandig und immer einschichtig. Und zwar sind es entweder einheitliche Interkuten oder Kurzzellen-Interkuten. Die Parenchymzellage ist eine oder mehrere, in den untersuchten Fällen bis zu vier Schichten stark und besteht aus normalen langgestreckten, prismatischen Parenchymzellen, deren aus Cellulose bestehende Zellwände öfters reichlich getüpfelt sind. Zuweilen sind Stärkeeinschlüsse in diesen Zellen, z. B. bei Calla palustris und Trapa natans nachzuweisen. Bei einigen verstärkten Interkuten dieser Art sind die Parenchymzellen den Zellen der Interkutis auf dem Querschnitt radial opponiert, z. B. die Zellen der einschichtigen Parenchymlagen bei Agapantus praecox und Sagittaria sagittaefolia (Taf. IV, Fig 77 pz.), ferner

[1]) Bei Fraxinus sah schon Resa (1877) die Kurzzellen-Interkutis, ohne sie richtig deuten zu können.

[2]) Angaben von Hausen (1900, S. 13) machen es wahrscheinlich, dass mehrschichtige Interkuten bei den Aloineen häufiger vorkommen. Für den Fall, dass diese Vermutung zutrifft, wäre zu untersuchen, ob nicht auch diese Interkuten der Aloineen gemischte Interkuten sind.

bis zu einem gewissen Grade auch die Zellen der mehrschichtigen Parenchymlage von Caladium hybridum hort. (Taf. IV, Fig. 68 pz.), Hydrosme Rivieri, Arum italicum und anderen. Bei Calla palustris und Arum italicum greift die Verkorkung von der Interkutis auf die ihr unmittelbar benachbarte Parenchymzellschicht stellenweise über; es erfolgt dies bei Calla erst ziemlich spät und die dabei verkorkenden Zellen besitzen hier verholzte Mittellamellen, dünne Suberinlamellen und dünne nicht verholzte Celluloselamellen. Die in Rede stehende Verkorkung erstreckt sich aber niemals auf alle Zellen der unter der Interkutis liegenden Schicht. Bezeichnend für die Hypodermnatur der besprochenen Parenchymzellschichten ist die Erscheinung, dass sie bei der in einigen Fällen, z. B. bei Hydrosme Rivieri, Vallota purpurea u. a. eintretenden Kontraktion der Wurzel nicht wie das ihnen unmittelbar benachbarte Parenchym kollabieren. Im nachfolgenden gebe ich einige Beispiele für das eben Gesagte:

Bei den Nebenwurzeln von Agapanthus praecox (Kurzzellen-Interkutis) und Sagittaria sagittaefolia (einheitliche Interkutis) liegen unter den dünnwandigen Interkuten einschichtige Parenchymlagen, deren Zellen den Elementen der Interkutis auf dem Wurzelquerschnitt radial opponiert sind und bei Sagittaria annähernd die radiale Dehnung der Interkutiszellen erreichen, bei Agapanthus bedeutend geringere Tiefe wie diese besitzen. An der Innenseite der verstärkten Interkutis liegen bei Sagittaria schon die Zellschichten mit den bekannten Intercellularen. Bei Calla palustris liegen unter der einheitlichen einschichtigen Interkutis zwei, manchmal auch drei lückenlose Schichten langgestreckter prismatischer Parenchymzellen mit polygonalen Querschnittsformen und stark lichtbrechenden Wänden, die sich in den jüngeren Wurzelzonen mit Chlorzinkjod rein blau färben. In den Zellen finden sich kleine Stärkeeinschlüsse. In der unmittelbar an die Interkutis angrenzenden Schicht der älteren Wurzelzonen von mindestens 10 cm Spitzenabstand sind öfters einzelne Zellen, die auf dem Wurzelquerschnitt in Gruppen zusammenliegen, verkorkt. Die verstärkte Interkutis von Trapa natans besteht aus einer einschichtigen einheitlichen Interkutis und zwei lückenlosen, fest an sie anschliessenden Reihen von langgestreckten Parenchymzellen, welche radial gedehnte, meist 5—6-seitige Querschnittsformen besitzen (Taf. III, Fig. 60). Die innerste Schicht stösst direkt an die grossen Luftgänge und besteht aus etwas grösseren Zellen. Beide Schichten führen wenig dickere Wände wie die Interkutis und im Gegensatz zu dieser ebenso wie die Zellen der inneren Rindenmasse Stärkeeinschlüsse.

Ähnlich wie bei Trapa scheint die verstärkte Interkutis bei Zostera marina gebaut zu sein. (Vergl. hierzu Sauvageau, 1889[III], S. 171). Bei Arum italicum, Hydrosme Rivieri schliessen an die Interkutis zwei bis drei, bei Caladium hybridum hort. vier lückenlose Reihen von Parenchymzellen an, die auf dem Querschnitt zusammen mit den Endodermzellen der Interkutis in radiale Reihen angeordnet sind und mit kleinen massiven Zwickeln zusammenstossen. Ihre Wände sind namentlich bei Caladium reichlich getüpfelt (Taf. IV, Fig. 68 pz.). Die Zellen haben langgestreckte prismatische Form, sind auf dem Querschnitt vier- bis achtseitig und meist ebenso breit wie tief. Bei Arum italicum greift die Verkorkung auf die unmittelbar unter der Interkutis liegende Schicht stellenweise über. Bei der Kontraktion der Wurzeln kollabieren diese Parenchymlagen nicht. Ähnlichen Bau besitzen die verstärkten Interkuten von Lycoris radiata, Hymenocallis cariboea, Vallota purpurea, die aus Kurzzellen-Interkuten und je drei bis vier Parenchymzellschichten bestehen, welche bei der Kontraktion der Wurzel nicht zusammenfallen.

Ein zweiter Typus der verstärkten Interkuten ist der, bei welchem kollenchymatische Zellschichten sich an die — soweit mir bekannt, auch hier stets einschichtigen — in einigen Fällen selbst

(J.), Lysimachia vulgaris (J.), Anagallis arvensis (Kr.). Oleaceae: Fraxinus excelsior (Kr.) [1], Syringa vulgaris (Kr.), Jasminum humile (Kr.). Gentianaceae: Erythraea vulgaris (J.), E. centaurium (J.), Gentiana lutea (M.), Menyanthes trifoliata (Kr.). Apocynaceae: Vinca minor (Kr.), Strophantus Wallichii (Kr.), Asclepiadaceae: Vincetoxicum officinale (J., Kr.), Hoya carnosa (L.), Asclepias curassavica (J.). Labiatae: Coleus Blumei (v. H.), Lamium album (v. H.), Ajuga genevensis (Kr.), Stachys germanica (Kr.), St. recta (Kr.), Salvia pratensis (Kr.), Mentha piperita (Kr.). Scrophulariaceae: Scrophularia nodosa (J.), Gratiola officinalis (J., Kr.), Veronica longifolia (Kr.). Gesneraceae: Columnea splendens Hook (Ke.). Rubiaceae: Coffea arabica (Kr.), Psychotria emetica (Kr.). Valerianaceae: Valeriana officinalis (Za.).

IV. Gemischte Interkuten. Liliaceae: Asparagus officinalis, Nebenwurzeln von 2—3 mm Dicke 2—4, Nebenwurzeln von 5—6 mm Dicke ca. 7. (Kr.). Asparagus Sprengeri, Nebenwurzeln 3. (Kr.). Asparagus verticillatus (J.). Dracaena Draco (J.). Dr. rubra (J.). Dr. cannaefolia (J.). Yucca draconis (J.). Y. pendula (J.). Y. gloriosa 5. (Si.) Hemerocallis fulva, Nebenwurzeln 3—4 (Kr., v. W.). Asphodeline lutea 3—4. (Kr.) [2]). Amaryllidaceae: Agave densiflora (J.). A. americana (Si.). Iridaceae: Iris germanica, Nebenwurzel 3. (Kr.), Iris pumila, Nebenwurzel 3. (Kr.), Iris florentina, I. pallida, I. squalens, I. sambucina, in allen Fällen Nebenwurzeln. (Kr.)

C. Verstärkte Interkuten.

Als verstärkte Interkuten wollen wir diejenigen Wurzelhypodermen bezeichnen, welche aus einer Interkutis und einer lückenlos daran anschliessenden ein- oder mehrschichtigen, mechanisch wirksamen Lage festgefügten (intercellularraumfreien) Parenchyms, Kollenchyms oder Sklerenchyms bestehen. Dabei mag betont werden, dass es im Einklang mit dem in dieser Arbeit in Anwendung gebrachten Hypodermbegriff (s. S. 32) steht, diese peripheren Gewebe der Wurzeln in ihrer Gesamtheit als Hypodermis anzusehen, da die morphologisch zwar verschiedenen Gewebe darin übereinstimmen, dass sie die Epidermis in ihren Funktionen unterstützen und also auch in dieser Hinsicht zusammengehören. Bei einer anderen Betrachtungsweise des vorliegenden Stoffes könnte man natürlich die in Frage kommenden Kollenchym- oder Sklerenchymschichten auch von den Interkuten als rein mechanisch wirkende Gewebe trennen. An der Innenseite grenzen die verstärkten Interkuten bisweilen an Intercellularen. Wir wollen zunächst die Fälle berücksichtigen, in welchen festgeschlossene Parenchymzellschichten die Verstärkung der Interkuten bewirken. In den mir bekannten Fällen dieser Art sind die Interkuten selbst relativ dünnwandig und immer einschichtig. Und zwar sind es entweder einheitliche Interkuten oder Kurzzellen-Interkuten. Die Parenchymzellage ist eine oder mehrere, in den untersuchten Fällen bis zu vier Schichten stark und besteht aus normalen langgestreckten, prismatischen Parenchymzellen, deren aus Cellulose bestehende Zellwände öfters reichlich getüpfelt sind. Zuweilen sind Stärkeeinschlüsse in diesen Zellen, z. B. bei Calla palustris und Trapa natans nachzuweisen. Bei einigen verstärkten Interkuten dieser Art sind die Parenchymzellen den Zellen der Interkutis auf dem Querschnitt radial opponiert, z. B. die Zellen der einschichtigen Parenchymlagen bei Agapantus praecox und Sagittaria sagittaefolia (Taf. IV, Fig 77 pz.), ferner

[1]) Bei Fraxinus sah schon Resa (1877) die Kurzzellen-Interkutis, ohne sie richtig deuten zu können.

[2]) Angaben von Hausen (1900, S. 13) machen es wahrscheinlich, dass mehrschichtige Interkuten bei den Aloineen häufiger vorkommen. Für den Fall, dass diese Vermutung zutrifft, wäre zu untersuchen, ob nicht auch diese Interkuten der Aloineen gemischte Interkuten sind.

bis zu einem gewissen Grade auch die Zellen der mehrschichtigen Parenchymlage von Caladium hybridum hort. (Taf. IV, Fig. 68 pz.), Hydrosme Rivieri, Arum italicum und anderen. Bei Calla palustris und Arum italicum greift die Verkorkung von der Interkutis auf die ihr unmittelbar benachbarte Parenchymzellschicht stellenweise über; es erfolgt dies bei Calla erst ziemlich spät und die dabei verkorkenden Zellen besitzen hier verholzte Mittellamellen, dünne Suberinlamellen und dünne nicht verholzte Celluloselamellen. Die in Rede stehende Verkorkung erstreckt sich aber niemals auf alle Zellen der unter der Interkutis liegenden Schicht. Bezeichnend für die Hypodermnatur der besprochenen Parenchymzellschichten ist die Erscheinung, dass sie bei der in einigen Fällen, z. B. bei Hydrosme Rivieri, Vallota purpurea u. a. eintretenden Kontraktion der Wurzel nicht wie das ihnen unmittelbar benachbarte Parenchym kollabieren. Im nachfolgenden gebe ich einige Beispiele für das eben Gesagte:

Bei den Nebenwurzeln von Agapanthus praecox (Kurzzellen-Interkutis) und Sagittaria sagittaefolia (einheitliche Interkutis) liegen unter den dünnwandigen Interkuten einschichtige Parenchymlagen, deren Zellen den Elementen der Interkutis auf dem Wurzelquerschnitt radial opponiert sind und bei Sagittaria annähernd die radiale Dehnung der Interkutiszellen erreichen, bei Agapanthus bedeutend geringere Tiefe wie diese besitzen. An der Innenseite der verstärkten Interkutis liegen bei Sagittaria schon die Zellschichten mit den bekannten Intercellularen. Bei Calla palustris liegen unter der einheitlichen einschichtigen Interkutis zwei, manchmal auch drei lückenlose Schichten langgestreckter prismatischer Parenchymzellen mit polygonalen Querschnittsformen und stark lichtbrechenden Wänden, die sich in den jüngeren Wurzelzonen mit Chlorzinkjod rein blau färben. In den Zellen finden sich kleine Stärkeeinschlüsse. In der unmittelbar an die Interkutis angrenzenden Schicht der älteren Wurzelzonen von mindestens 10 cm Spitzenabstand sind öfters einzelne Zellen, die auf dem Wurzelquerschnitt in Gruppen zusammenliegen, verkorkt. Die verstärkte Interkutis von Trapa natans besteht aus einer einschichtigen einheitlichen Interkutis und zwei lückenlosen, fest an sie anschliessenden Reihen von langgestreckten Parenchymzellen, welche radial gedehnte, meist 5—6-seitige Querschnittsformen besitzen (Taf. III, Fig. 60). Die innerste Schicht stösst direkt an die grossen Luftgänge und besteht aus etwas grösseren Zellen. Beide Schichten führen wenig dickere Wände wie die Interkutis und im Gegensatz zu dieser ebenso wie die Zellen der inneren Rindenmasse Stärkeeinschlüsse.

Ähnlich wie bei Trapa scheint die verstärkte Interkutis bei Zostera marina gebaut zu sein. (Vergl. hierzu Sauvageau, 1889[III], S. 171). Bei Arum italicum, Hydrosme Rivieri schliessen an die Interkutis zwei bis drei, bei Caladium hybridum hort. vier lückenlose Reihen von Parenchymzellen an, die auf dem Querschnitt zusammen mit den Endodermzellen der Interkutis in radiale Reihen angeordnet sind und mit kleinen massiven Zwickeln zusammenstossen. Ihre Wände sind namentlich bei Caladium reichlich getüpfelt (Taf. IV, Fig. 68 pz.). Die Zellen haben langgestreckte prismatische Form, sind auf dem Querschnitt vier- bis achtseitig und meist ebenso breit wie tief. Bei Arum italicum greift die Verkorkung auf die unmittelbar unter der Interkutis liegende Schicht stellenweise über. Bei der Kontraktion der Wurzeln kollabieren diese Parenchymlagen nicht. Ähnlichen Bau besitzen die verstärkten Interkuten von Lycoris radiata, Hymenocallis cariboea, Vallota purpurea, die aus Kurzzellen-Interkuten und je drei bis vier Parenchymzellschichten bestehen, welche bei der Kontraktion der Wurzel nicht zusammenfallen.

Ein zweiter Typus der verstärkten Interkuten ist der, bei welchem kollenchymatische Zellschichten sich an die — soweit mir bekannt, auch hier stets einschichtigen — in einigen Fällen selbst

verdickten Interkuten anlegen. Die Kollenchymlage ist meist mehrschichtig und führt selten kleine Intercellularen. Eine durch Kollenchym verstärkte Interkutis besitzt z. B. Acorus Calamus. Ältere 60—65 cm lange und an der Basis 3—4 mm dicke Nebenwurzeln von Acorus Calamus führen in den basalen Teilen eine Hypodermis aus einer Kurzzellen-Interkutis und zwei bis vier damit fest verbundenen, lückenlosen Schichten von kollenchymatisch verdickten Zellen, die 100—225 μ lang, 10—18 μ breit sind und auf dem Querschnitt gewöhnlich ein rundliches Lumen besitzen. Die Mittellamellen der getüpfelten Wände dieser Zellen sind stark lichtbrechend; die sekundären Lamellen bestehen aus reiner Cellulose. Die Zahl der Zellschichten des Kollenchyms verringert sich in den dünneren Teilen der Wurzel (d. h. in den Zonen von geringerem Spitzenabstand) nach und nach; in der unmittelbar über der Wurzelspitze liegenden Zone ist nur noch eine einzige derartige Kollenchymschicht unter der Interkutis zu sehen. Ähnlichen Bau besitzen anscheinend die verstärkten Interkuten von Aster corymbosus, Arnica montana und Aucuba macrophylla (einheitliche Interkuten). Nach Sauvageau (1889[III], S. 175) liegt unter der innenseitig verdickten Interkutis von Cymodocea aequorea eine etwa zehnschichtige, kleine Intercellularen führende Lage kollenchymatischer Zellen.

Der am häufigsten vorkommende Typus der verstärkten Interkuten ist der, bei welchem Sklerenchymschichten die Verstärkung der Interkuten bilden. Nach dem bisher Bekannten handelt es sich dabei stets um einheitliche Interkuten, und zwar ebensowohl um einschichtige wie mehrschichtige. Die Interkuten sind in diesen Fällen stets meist mit stark verdickten und stark verholzten Celluloselamellen versehen. Diese verstärkten Interkuten sind wiederholt beschrieben worden, z. B. von Klinge (1879, S. 4 ff.) für Gramineen- und Cyperaceenwurzeln, von van Tieghem (1871, S. 157), Olivier (1880, S. 45) und anderen für Palmenwurzeln. Schwendener (1874, S. 129, auch 1882) erwähnt die in Frage stehenden Gewebe wiederholt. Öfters ist bei den in Frage kommenden Literaturangaben, z. B. bei denen von Klinge (l. c.) die Chemie der Zellwände der in Frage kommenden Zellschichten nicht oder zu wenig berücksichtigt, so dass aus den Beschreibungen nicht hervorgeht, welcher Teil der verstärkten Interkuten aus Endodermzellen besteht, d. h. der Interkutis entspricht und welcher Teil der reine Sklerenchymbelag ist. Die in Frage kommenden Sklerenchymcylinder sind in ihrer Mächtigkeit sehr verschieden; die Zahl ihrer Schichten schwankt in den von mir untersuchten Fällen von eins bis sieben. Zu beachten ist übrigens, dass die Sklerenchymbeläge in absorbierenden Regionen der Wurzeln mitunter fehlen oder von geringerer Stärke sind wie in den basalen Wurzelstrecken Manchmal ist zu beobachten, dass die Membranen in der Absorptionszone aus Cellulose bestehen und erst später verholzen. Bezüglich des Vorkommens der hierhergehörigen Hypodermen ist zu bemerken, dass sie bis jetzt nur bei Monokotyledonen nachgewiesen worden sind. Vorzugsweise sind sie vertreten in den Familien der Gramineen, Cyperaceen, Palmen und wahrscheinlich auch bei den Pandanaceen und den Marantaceen. Im nachstehenden gebe ich einige Beispiele.

Verstärkte Interkuten, bestehend aus einer einschichtigen einheitlichen Interkutis und einem Sklerenchymcylinder kommen vor bei: Arundinaria japonica, Nebenwurzel (Taf. IV, Fig. 71). Unter einer einschichtigen einheitlichen Interkutis liegt ein drei bis fünf Schichen starker Cylinder aus langgestreckten, an den Enden zugespitzten oder abgeschrägten, mit kleinen, spaltenförmigen Tüpfeln versehenen Sklerenchymfasern von polygonaler, nahezu isodiametrischer Querschnittsform. Die Mittellamellen der in den jüngeren Wurzelregionen liegenden Sklerenchymfasern färben sich mit Chlorzinkjod bräunlich, die Sekundärlamellen blau. In Phloroglucin-Salzsäure bleiben die Wände der Sklerenchymzellen junger Wurzelzonen unverändert, in konz. Schwefelsäure quellen sie zunächst stark auf und lösen sich dann,

Bei einer 21 cm langen jungen Nebenwurzel mit etwa 2,5 cm langen Wurzelzweigen 1. Ordnung gaben noch die Wände der 10 cm hinter der Wurzelspitze liegenden Sklerenchymfasern diese Reaktionen. Die Membranen der älteren Sklerenchymfasern färben sich mit Chlorzinkjod braun, mit Phloroglucin-Salzsäure schwach rot. Ähnliche Hypodermen aus einer relativ dünnwandigen, einschichtigen Interkutis und einem mehrere Schichten starken Sklerenchymcylinder besitzen nach Shibata (1900, S. 445, siehe seine Taf. XXIII, Fig. 26 u. 27) Bambusa-Arten, Bambusa vulgaris, Bambusa nana, Bambusa stenostachya, Bambusa arundinacea. Die Wurzeln von Phyllostachys- und Arundinaria-Arten (Phyllostachys mitis, Phyllostachys bambusoides, Arundinaria quadrangularis etc.) besitzen nach der Beschreibung Shibatas (1900, S. 444), dickwandige Interkuten (siehe auch Shibatas Taf. XXIII, Fig. 24 und 25), vereinigt mit einem mehrschichtigen Sklerenchymring (vorausgesetzt, dass die von Shibata als „Aussenscheiden" bezeichneten Schichten Interkuten sind). Zea Mais: Die dickeren Nebenwurzeln (Stützwurzeln) besitzen eine verstärkte Interkutis aus einer einschichtigen Interkutis und einem fünf- bis siebenschichtigen Sklerenchymring aus lang gestreckten, stark verholzten und getüpfelten Zellen. Vergl. hierzu Haberlandt (1896, S. 167) und auch Zimmermann (1892, S. 58). An der Wurzelbasis der dicksten Stützwurzeln von Zea Mais sind alle Zellen der Rinde verholzt, aber nur die äussersten fünf Schichten stark verdickt. In den unterirdischen Teilen der Stützwurzeln nimmt der Sklerenchymcylinder nach und nach an Dicke ab und gelangt in den jüngsten dünnen Zonen längerer Wurzeln nicht mehr zur Ausbildung; er fehlt auch bei den Keimwurzeln und den Nebenwurzeln ganz junger Maispflanzen. Panicum crus galli: Interkutis dünnwandig, Sklerenchymcylinder zweischichtig aus langen, getüpfelten Zellen mit rundlichem Lumen auf dem Querschnitt. Oryza sativa: Interkutis dünnwandig, Sklerenchymcylinder einschichtig, aus Zellen mit tangential gedehnter Querschnittsform Sorghum vulgare. Nebenwurzel: Interkutis aussenseitig verdickt, Sklerenchymcylinder vier- bis fünfschichtig. Saccharum officinarum. Nebenwurzel: Interkutis innenseitig verdickt, Sklerenchmcylinder zwei- bis dreischichtig, mit kleinen Intercellularen ausgestattet.

Ähnliche verstärkte Interkuten besitzen höhstwahrscheinlich nach den Untersuchungen von Klinge (1879) zahlreiche Gramineen und Cyperaceen, nach van Tieghem (1887, S. 449) die Wurzeln von Restio complanatus, R. amblyocoleus, Leptocarpus chilensis, L. ciliaris, Chaetantus leptocarpoides, Lepyrodia scariosa, nach Petersen (1894, S. 379) die Wurzeln von Phrynium nicobaricum.

Verstärkte Interkuten aus mehrschichtigen, einheitlichen Interkuten und damit verbundenen Sklerenchymcylindern kommen vor bei: Phragmites communis, (Taf. III, Fig. 62). Bei den im Wasser gewachsenen Nebenwurzeln liegt unter einer drei- bis vierschichtigen Interkutis ein zwei- bis dreischichtiger Cylinder von langgestreckten, prismatischen Sklerenchymzellen, die quergeschnitten vier- bis achtseitig oder in geringem Masse tangential gedehnt erscheinen und horizontal oder schräg liegende Querwände besitzen. Die letzteren sind in der Ausbildung elliptischer Tüpfel gegenüber den Längswänden bevorzugt. Die Sklerenchymzellen haben schon in einer Zone von 3 cm Spitzenabstand fast ihre grösste Wanddicke erreicht. Dünnwandig bleiben an einzelnen Stellen nur dort die Zellen des Sklerenchymrings, wo ein Wurzelzweig. entsteht. Phoenix dactylifera: Schon Firtsch (1886, S. 348) gibt an, dass die Wände der unter der Wurzelhaut der Keimwurzeln liegenden 4—5 Zellschichten verkorken und eine „äussere Schutzscheide" bilden, welche innen an einen zwei- bis dreischichtigen mechanischen Ring angrenzt. Nach meinen Beobachtungen ist die Interkutis der Nebenwurzeln junger Pflanzen von Phoenix vier- bis sechsschichtig, der sich anschliessende Sklerenchymring zwei- bis dreischichtig. Die Zellen des letzteren sind langgestreckt und unten oben und zugespitzt; quergeschnitten

erscheinen sie polygonal isodiametrisch. Ihre stark lichtbrechenden Zellwände färben sich weder mit Phloroglucin-Salzsäure noch mit Sudanglycerin. Durch Chlorzinkjod werden die Mittellamellen gelblichbraun, die Sekundärlamellen bräunlich mit einem blauen Farbenton. In konz. Schwefelsäure quellen die Sekundärlamellen sehr leicht bis zum Schwinden des Zellumens. Die Zellen des eben beschriebenen Sklerenchymmantels fand ich schon in einer Wurzelzone von 2,5 cm Spitzenabstand stark verdickt mit Ausnahme der Zellen der für die Bildung von Wurzelzweigen präformierten Stellen. Ähnliche verstärkte Interkuten besitzen höchstwahrscheinlich die Wurzeln der meisten Palmen, wie aus den Untersuchungen von van Tieghem (1871, S. 157), Olivier (1881, S. 45), Micheels (1889, S. 32 u. a. St.), Gillain (1900, S. 8 ff.) hervorgeht. Der von Richter (1901, S. 38, 39) für die Wurzeln von Phoenix reclinata Jacques und Phoenix silvestris Rost. beschriebenen Ring (Aussenring) von „Brachysklereïden" — der „in zwei scharf von einander differenzierte Ringschichten" getrennt ist — besteht jedenfalls auch aus einer mehrschichtigen Interkutis und einem innen an sie angrenzenden Sklerenchymring.

Interkuten von der eben beschriebenen Art kommen auch bei den Wurzeln mehrerer Marantaceen vor, wie Petersens (1894, S. 378) Untersuchungen zeigen. So ist z. B. die von Petersen (1894, S. 378) für Stromanthe Tonkat beschriebene Korklage der Wurzel sicher eine (vier- bis fünfschichtige) Interkutis. An diese schliesst sich ein zwei- bis dreischichtiger Sklerenchymmantel an. Die Untersuchungen von Gillain (1900, S. 30 u.f.) machen es wahrscheinlich, dass auch bei Pandanus inermis, P. Lais Kurz., Pandanus caricosus Spr., Pandanus Forsteri und Freycinetia nitida verstärkte Interkuten von der zuletzt beschriebenen Form vorkommen.

D. Kollenchym-Hypodermen und die Metadermbildung.

Als Kollenchym-Hypodermen können wir diejenigen Wurzelhypodermen bezeichnen, welche aus einer oder mehreren festgeschlossenen Schichten von kollenchymatischen Zellen bestehen. Diese Zellschichten haben ja wahrscheinlich in erster Linie mechanische Funktionen, sind aber doch vielleicht noch in anderer Weise tätig, was um so wahrscheinlicher ist, als sie für den Prozess der Metadermbildung besonders prädestiniert erscheinen. Im Gegensatz zu den weit verbreiteten Interkuten sind die Kollenchym-Hypodermen relativ selten und manchmal wenig typisch ausgebildet, so dass sie Übergänge zu den Rindenparenchymlagen bilden. Die Kollenchym-Hypodermen kommen vorzugsweise bei den Dikotyledonen vor und finden sich hier wahrscheinlich öfter bei den Vertretern der Ranunculaceen, worauf die Untersuchungen von Marié (1885, S. 5 ff.) schliessen lassen.

Die in Rede stehenden Hypodermen sind zuerst durch A. Meyer (1881[III], S. 225) für die Wurzeln von Aconitum Napellus bekannt geworden. Sie finden sich u. a. auch bei den Wurzeln von Helleborus niger und Helleborus viridis. Bei Helleborus niger liegen unter der Wurzelhaut drei bis fünf Schichten von langgestreckten, auf dem Querschnitt polygonal isodiametrischen Parenchymzellen, die mit massiven kollenchymatischen Zwickeln zusammenstossen und im übrigen relativ dünne Wände mit rundlichen oder annähernd elliptischen Tüpfeln führen, welch letztere am dichtesten an den Querwänden stehen (Taf. IV, Fig. 72 hyp.). An den Wänden, welche in den mittelsten Partien im jugendlichen Stadium der Wurzel oft nur 1 μ dick sind, lässt sich ohne weiteres eine an den Zellkanten zwickelartig verdickte, stark lichtbrechende Mittellamelle von einer zarten, mehr durchscheinenden Sekundärlamelle unterscheiden.

Die Mittellamelle färbt sich mit Chlorzinkjod nicht und bleibt in konz. Schwefelsäure als

weissliche, stark lichtbrechende Schicht erhalten. Die in Schwefelsäure lösliche Sekundärlamelle färbt sich mit Chlorzinkjod blau. Ganz ebenso ist die Hypodermis an den Nebenwurzeln von Helleborus viridis gebaut. Mit zunehmendem Alter tritt an diesen Hypodermen der beiden Helleborusarten der Prozess auf, den A. Meyer (1882, S. 95) als Metadermbildung bezeichnet hat. A. Meyer (l. c.) sagte bei der Beschreibung des Rindenparenchyms des Rhizoms von Veratrum album folgendes: „Dieses schützt sich aber doch auf eine besondere Weise vor der zu schnellen Zerstörung; die Wände der jedesmal äussersten Parenchymschicht werden nämlich in ihrer ganzen Dicke gleichmässig braun, zugleich aber resistent gegen Schwefelsäure. Die braune Färbung der Masse wird durch Chromsäure, durch Kali zerstört. Suberinreaktionen lassen sich nicht erhalten. Eine Verkorkung liegt also durchaus nicht vor, wohl aber eine Veränderung der Wand, welche die Zelle befähigen muss, das stärkereiche Parenchym des Rhizoms vor den zersetzenden Einflüssen der Bodenflüssigkeit eine ziemlich lange Zeit zu schützen.“ „Da für die beschriebene eigentümliche Bildung einer schützenden Zellage durch Metamorphose einer ausgewachsenen Parenchymschicht, keine Bezeichnung vorliegt, so werde ich dieselbe in diesen Abhandlungen von jetzt ab mit dem Namen Metadermbildung und die Schicht selbst mit dem Ausdruck „Metaderm“ bezeichnen.“

Schon A. Meyer selbst hatte gezeigt (1881[III]), dass derselbe Prozess auch an den Wurzeln von Aconitum Napellus vorkommt. Tschirch und Marié fassten später in unrichtiger Weise die Metadermzellen als Korkzellen auf. So beschreibt z. B. Tschirch (1889, S. 253) das Metaderm der Wurzeln unter Hinweis auf eine Zeichnung eines Wurzelquerschnitts von Helleborus in folgender Weise: „Eine eigenartige Veränderung erfährt die Epidermis oder die subepidermale Zellschicht oder beide bei zahlreichen Wurzeln. Hier verkorkt nämlich die Wandung einer oder mehrerer Zellreihen entweder ringsherum oder nur aussen, die Aussenwand stülpt sich etwas vor und es entsteht so ein sehr charakteristisches, vom Kork durchaus abweichendes Querschnittsbild. Man hat diese Korkepidermis mit dem Namen Epiblema belegt.“

Marié (1885, S. 93) sagt über den Gegenstand bei der Beschreibung der Wurzel von Helleborus niger: „La racine de Helleborus niger comme celle des Helleborus en général ne possède pas d'assise épidermoïdale nettement differenciée; quand l'assise pilifère vient à tomber la protection est rétablie par la subérisation des assises sous jacentes, éffectuée sans règle précise“. Schon A. Meyer hat wiederholt ausgeführt, dass die Metadermbildung verschieden ist von einer Verkorkung (1882, S. 95, 1884, S. 333 u. 1891). Die nachstehenden Beobachtungen zeigen, dass sich Korkstoffe weder in Form von kutisierenden Substanzen, noch in Form einer Suberinlamelle in den Metadermwänden nachweisen lassen. Die Metadermbildung beginnt bei Helleborus niger (Taf. II, Fig. 34, 35 met.) in der Wurzelhaut. Die Aufzellen-Aussenwände und die Membranen der Haare werden mit zunehmendem Alter stark verdickt — in den untersuchten Fällen bis zu einem Querdurchmesser von 11 μ — und gleichzeitig braun bis dunkelbraun gefärbt. Die Braunfärbung überträgt sich von der Aussenwand aus gewöhnlich auf die Mittellamellen der übrigen Wände und die innere Partie der Zwickel (d. h. die Zwickel der Mittellamelle). An diesen Stellen ist sie im Anfang nur schwach und von hellerem Farbenton. Die tangentialen Innenwände bleiben während der Metadermisierung fast immer, die Radialwände nur anfangs in ihrem inneren Teile dünn. In einem weiter vorgeschrittenen Stadium reissen die radialen Längs- und Querwände der metadermisierenden Zellen von aussen her an der gebräunten Mittellamelle ein. Die dabei entstehenden Spalten vergrössern sich nach und nach und reichen schliesslich bis zur inneren Tangentialwand. Die Teilstücke der gespaltenen Radialwände bräunen und verdicken sich, während ihre Trennung erfolgt, ebenfalls. In

diesem Stadium erscheinen die Zellen aussen etwas abgerundet. In einem späteren Stadium spaltet sich auch die Mittellamelle der tangentialen Innenwände der Wurzelhaut und die zugehörigen metadermisierten Zellen fallen dann aus dem Zellgewebe heraus. Dabei werden die metadermisierten Zellen meist einzeln nach und nach abgeworfen, und in der Regel nie auf einmal ein grösseres Stück der Wurzelhaut. Bevor es zum Verlust einer Zelle kommt, metadermisieren in der beschriebenen Weise die der entstehenden Lücke angrenzenden Wände der hypodermen Schicht (Taf. II, Fig. 35). Mit der Zeit kommen die hypodermen Zellen an die Aussenfläche der Wurzel zu liegen; sie gleichen dann ganz der metadermisierten Wurzelhaut, und nur bei genauerer Betrachtung kann man Reste der Mittellamellen der abgefallenen Wurzelhautradialwände an ihren Aussenwänden erkennen. In derselben Weise wie die Wurzelhaut werden später auch die hypodermen Zellen abgestossen und an ihre Stelle treten die metadermisierten Zellen der nächstinneren Schicht. An ganz alten Wurzeln liegen an einzelnen Stellen mitunter zwei, selten drei metadermisierte Zellschichten übereinander; häufiger sind nur die Mittellamellen und ihre Zwickel (d. h. die innere Partie der Membranzwickel) der unter einer Metadermschicht liegenden Zellen gebräunt (Taf. II, Fig. 34 m. zw.). Die Membranen des Metaderms von Helleborus sind in konz. Schwefelsäure unlöslich; in erwärmter Kalilauge quellen sie unter Entfärbung stark auf. In Chromsäure lösen sie sich nach zehn Minuten völlig. Eau de Javelle entfärbt sie in kürzester Zeit und bewirkt eine Spaltung der Membranen in zahlreiche feine Lamellen (Taf. II, Fig. 34 sw.), die sich nach dem Auswaschen der Javellschen Lauge mit Chlorzinkjod rein blau färben. Suberinlamellen sind unter ihnen nicht nachzuweisen. Mit Sudanglycerin lässt sich eine erkennbare Färbung der metadermisierten Membran nicht erzielen und fettartige Stoffe (Korkstoffe) nicht aus ihr herausschmelzen. Ich sah übrigens an den der Metadermschicht benachbarten Zwickeln, die normal meist leicht gebräunt sind, in einigen Fällen eine schwache Grünfärbung, die höchstwahrscheinlich durch etwas im Spiritus des Aufbewahrungsgefässes gelöstes Chlorophyll verursacht worden war, glaube aber nicht, dass diese Erscheinung auf das Vorkommen von Korkstoffen in der Membran zurückzuführen ist. Nach den weiter oben angeführten Reaktionen kann von einer Verkorkung oder Kutisierung der Metaderm-Membranen von Helleborus niger nicht die Rede sein. Die Protoplasten der Metadermzellen waren an den untersuchten Wurzeln von Helleborus niger stets noch lebend und zeigten Einschlüsse von einem oder mehreren ölartigen, mit Sudan sich rötenden Tropfen und geringen Mengen von Stärke. Bei Helleborus viridis verläuft die Metadermbildung in ganz derselben Weise. Erwähnt mag noch werden, dass die metadermisierten Zellwände von Helleborus nicht derselben Natur zu sein scheinen wie die bei der Bildung von Wundkork an der Aussenseite der ehemaligen Wundstelle liegenden metamorphosierten Membranen, die sich mit Phloroglucin-Salzsäure meist intensiv röten. Äusserlich sind die mit einer Metadermschicht versehenen Wurzeln kenntlich durch eine auffallend dunkelbraune bis braunschwarze Färbung,

Metadermbildung scheint auch vorzukommen, aber ohne die starke Verdickung der Zellwände, bei den Wurzeln von Pulmonaria officinalis und Pulmonaria saccharata. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch bei Wurzeln mit Interkuten Metadermbildung eintritt; es scheint dies der Fall zu sein bei den Wurzeln von Adonis vernalis. Die Interkutis wird hier anscheinend zusammen mit dem Epiblem zunächst metadermähnlich wenig verdickt, nach und nach aber abgeworfen, worauf die Metadermbildung auf die nächstinneren Schichten des Rindenparenchyms übergreift. Dabei werden vor dem Metadermisieren einer Zellschicht anscheinend die Intercellularen mit einer braunen Masse verstopft. Tschirchs (1889, S. 253) Angaben lassen darauf schliessen, dass auch bei Arnica, welche eine einheitliche Interkutis besitzt, Metaderm gebildet wird.

E. Die Φ-Zellen-Hypodermen.

Φ-Zellen-Hypodermen können wir diejenigen Hypodermen nennen, welche in ihrem Bau den Φ-Scheiden Russows (1875, S. 73) entsprechen. Die Zellen dieser Hypodermen wollen wir als Φ-Zellen bezeichnen. Sie wurden zuerst beobachtet in der Rinde der Koniferen von Nikolai (1865, S. 62); später sind sie wiederholt beschrieben worden z. B. von van Thieghem (1871, S. 187 auch 1887, S. 125, 221, 251, 1888, S. 274 u. 375), de Bary (1877, S. 125), Schwendener (1882, S. 134), Russow (1875, S. 73). Wie de Bary (1877, S. 125) angibt, sind die Φ-Zellen dadurch ausgezeichnet, dass „jede radiale Wand in ihrer Mitte eine gerade, dicke, geschichtete, halbcylindrische Längsfaser" hat, „welche sich über die Querwände in die der anderseitigen Radialwand fortsetzt und überall genau auf eine gleiche der Nachbarzelle passt". Die ersten Φ-Zellen-Hypodermen sind durch Russow (l. c.) bekannt geworden, welcher sie an den Wurzeln von Hedysarum pedicellare und Mahonia aquifolium fand. Später hat Bergendal (1883, S. 57) die Φ-Zellen-Hypodermen für die Wurzeln vieler Geraniaceen ausführlich beschrieben. van Tieghem und Monal (1888, S. 274) haben dann, anscheinend ohne Kenntnis der Arbeit Bergendals die Φ-Zellen-Hypodermen der Geraniaceenwurzeln noch einmal als „réseau sous épidermique" geschildert. van Tieghem (1888, S. 375) selbst zeigte noch, dass auch bei den Sapindaceen Φ-Zellen-Hypodermen vorkommen und bezeichnete dabei die Φ-Hellen-Hypodermen zusammen mit den über der Endodermis liegenden Φ-Scheiden Russows als „réseau de soutien de l'écorce". Durch die Untersuchungen van Tieghems und Monals (1888, S. 375) wissen wir über die Φ-Zellen-Hypodermen im wesentlichen nur, dass diese Hypodermen immer einschichtig sind, dass ihre charakteristischen Verdickungen in einer Wurzelzone von geringem Spitzenabstand entstehen, und dass ihre Zellen mit Ausnahme des verdickten, verholzten und sich mit Fuchsin intensiv färbenden Streifens der Radialwände relativ dünnwandig sind. Bergendal (1883, S. 58) hat ausserdem gezeigt, dass die verdickte Wandpartie aus Lamellen zusammengesetzt ist, die in Kalilauge sichtbar werden, und dass sie in konz. Schwefelsäure stark quillt und sich dabei manchmal löst.

Von Interesse für die Fragestellung der vorliegenden Arbeit war es, die stoffliche Natur der Zellmembranen der Φ-Zellen, besonders der leistenförmig verdickten Wandstellen kennen zu lernen, besonders weil Reinke (nach de Bary 1877, S. 125) angibt, dass bei Thuja occidentalis die verdickten Wandstellen mit Harz durchtränkt sind und auch Bergendal (1883, S. 58) eine ähnliche Notiz bringt. Ich habe in dieser Richtung untersucht die Φ-Zellen-Hypodermis von Geranium rotundifolium. (Taf. III, Fig. 63 hyp.) Bei dieser Pflanze grenzt die lückenlos an die Wurzelhaut anschliessende Φ-Zellen-Hypodermis mit der Innenseite an Intercellularen von meist dreiseitiger Grundfläche und wird gebildet von langgestreckten, annähernd gleich grossen Zellen von polygonaler, an der tangentialen Aussen- und Innenseite meist etwas abgerundeter Querschnittsform. Auf dem tangentialen Längsschnitt erscheinen die Zellen langgestreckt vierseitig; gegenüber den Aufzellen sind sie relativ gross. Die tangentialen Wände der Zellen sind immer sehr dünn — sie waren bei den untersuchten Wurzeln nur etwa 1 μ dick — und geben mit Chlorzinkjod und Schwefelsäure die für Cellulosemembranen typischen Reaktionen. Die Radialwände sind im jüngsten Stadium der Zellen ebenfalls gleichmässig dünn. In einer Wurzelzone von sehr geringem Spitzenabstand, welcher bei einer 15 cm langen Wurzel nur 1 cm betrug, beginnt an einem mittleren, relativ breiten Streifen die Auflagerung neuer Membranlamellen, welche zur Bildung der bekannten halbcylindrischen Verdickung führt. Wir wollen die älteste Lamelle der verdickten Wandstelle als „Mittellamelle", die Verdickungsschichten mit Bezug auf eine Zelle als „Leiste" bezeichnen. Den Ausdruck „Doppel-

leiste“ können wir für die Leisten zweier Nachbarzellen und die dazugehörige Mittellamelle gebrauchen. In den ersten Stadien ist die Leiste sehr dünn und ihre nach dem Zellumen gekehrte Seite erscheint auf dem Querschnitt nur schwach gekrümmt. Auf dem radialen Längsschnitt erscheint die Leiste in ihren ersten Anlagen nach Färbung mit Chlorzinkjod als ein Band, welches sich zusammensetzt aus schwach blauen Partien und breiteren, etwas mehr dunkelblauen Querbrücken, die in regelmässigem Abstand wiederkehren. In sehr wenig älterem Zustande zeichnen sich die Leistenquerschnitte dadurch aus, dass sie sich mit Chlorzinkjod nur schwach blau färben, während sich die Mittellamelle und die übrige Membran der Zelle deutlich blau färben. Sind die Leisten so weit verdickt, dass die Doppelleisten auf dem Querschnitt gestreckt ellipsenförmig erscheinen, dann färben sich die Querschnitte der Leisten bräunlich, die Mittellamelle deutlich braun. Die ältesten Leisten haben nahezu halbkreisförmigen Querschnitt, färben sich mit Chlorzinkjod braun, mit Phloroglucin-Salzsäure intensiv rot, mit Sudanglycerin nur schwach rosa (in ähnlicher Weise wie die Tracheen des Leitbündels). Dieselben Färbungen gibt die zu den ältesten Leisten gehörige Mittellamelle, die sich besonders intensiv mit Chlorzinkjod bräunt. In konz. Schwefelsäure quellen die Leisten älterer Zellen unter anfänglich bräunlichgelber Färbung stark auf und lösen sich dann nach und nach. Die zwischen zwei Nachbarzellen liegende mittlere Lamelle wird dabei nur bräunlich schwarz gefärbt und nicht gelöst. In Chromsäure löst sich die Mittellamelle dagegen früher als die Leisten. Nach diesen Reaktionen bestehen die Doppelleisten also aus Membranstoffen, die denen der verholzten Lamellen nahe stehen und enthalten kutisierende Substanzen nicht.

Über das Vorkommen der *Φ*-Zellen-Hypodermen ist zu erwähnen, dass sie in der Hauptsache beschränkt sind auf die Familien der Geraniaceen und Sapindaceen, ferner finden sie sich noch bei Hedysarum pedicellare und Mahonia aquifolium, scheinen aber sonst bei den Familien der Papilionaceen und Berberidaceen nach den vorliegenden Beobachtungen nicht vorzukommen. Ich fand eine einschichtige *Φ*-Zellen-Hypodermis auch an den Wurzeln von Streptocarpus caulescens.

F. Fehlen der Hypodermis.

Es ist im Laufe dieser Arbeit schon darauf hingewiesen worden, dass nicht alle Angiospermen Wurzelhypodermen bilden. Bei manchen Dicotyleen grenzt die Wurzelhaut direkt an normale Parenchymzellen, die sich von den Elementen des übrigen Rindenparenchyms nicht unterscheiden. (Taf. I, Fig. 4. 5.) In diesen Fällen kann man von Wurzelhypodermen nicht mehr reden. Doch schliessen auch in diesen Fällen die Aufzellen lückenlos an das Rindenparenchym an. Die hypoderme Schicht selbst bildet dagegen mit der nächstinneren Schicht Intercellularen; sie kann die Funktionen einer Hypodermis auf kurze Zeit übernehmen, indem einzelne ihrer Zellen, wie z. B. bei Tropaeolum majus, vor dem Abwerfen der primären Rinde verkorken. Von Interesse ist, dass für einen Fall, nämlich für Fagopyrum esculentum durch Untersuchungen Janczewskys (1874) nachgewiesen ist, dass auch diese Schicht noch aus besonderen selbständigen Initialen hervorgehen kann. Die Hypodermis scheint für die hier in Frage kommenden Wurzeln entbehrlich geworden zu sein, einmal wahrscheinlich deswegen, weil das primäre Rindenparenchym oft nur aus wenigen Schichten, bei Wurzelzweigen von Lychnis Githago z. B. nur aus einer Schicht besteht, und zweitens wohl, weil die primäre Rinde unmittelbar nach dem Aufhören der Absorptionstätigkeit abgeworfen wird. Wurzeln ohne Hypodermen besitzen u. a. folgende Dikotylen: Cannabis sativa, Saponaria officinalis,

Lupinus elegans, Phaseolus multiflorus, Cytisus Laburnum, Acacia floribunda, Pisum sativum, Vicia Faba, Trifolium pratense, Cerinthe major, Phacelia congesta, Brassica Rapa, Fagopyrum esculentum, Lychnis Githago, Ulmus campestris. Bei den Monokotylen fehlen Wurzelhypodermen (Interkuten) fast niemals. Wo sie hier nicht zur Ausbildung gelangen, handelt es sich nach unseren heutigen Kenntnissen um Wurzeln von Wasserpflanzen, nämlich um die Wurzeln von Stratiotes aloides (Taf. 1, Fig. 19), Pistia Stratiotes, Hydrocharis Morsus Ranae (Taf. 1, Fig. 7). Diese Wurzeln enthalten meist Chlorophyll und sind nicht mehr den normalen Wurzeln völlig gleichzusetzen.

V. Die Endodermis.

A. Historisches über die Endodermis.

Der Name Endodermis soll in dieser Arbeit nur für die aus Endodermzellen bestehende Leitbündelscheide der Wurzel gebraucht werden. (Vgl. Arthur Meyer, Wissenschaftl. Drogenkunde 1891, S. 66 und Praktikum 1898, S. 21). Die Literatur berücksichtige ich hier nur in den Hauptzügen und nur insoweit, als sie die Morphologie der Endodermis betrifft und sehe von der Besprechung der ältesten Arbeiten, deren Zusammenstellung man bei Caspary (1858, S. 441 u. 443) findet, ganz ab. Die ersten genaueren Angaben über die Morphologie der Endodermen verdanken wir Caspary (1858, S. 441 u. f.). Dieser machte zuerst auf den charakteristischen „dunklen Punkt“ (Casparyscher Punkt) aufmerksam, der sich an den Radialwänden querdurchschnittener junger Endodermen zeigt. Nach einer ersten unzutreffenden Erklärung (1860, S. 77) erläuterte er, auf Beobachtungen Nikolais fussend (Caspary, 1866, S. 102), die genannte Erscheinung richtig als verursacht durch eine Wellung der Endodermis-Radialwände auf einem mittleren Längsstreifen (Casparyscher Streifen) oder der ganzen Fläche der Wand. Caspary (1858, S. 441, 1866, S. 109 und 113) zeigte ausserdem, dass die Endodermen entweder stets dünnwandig bleiben oder aber nachträglich ihre Wände verdicken und „verholzen“. Mit dieser Beobachtung war auch die Zugehörigkeit der schon länger bekannten dickwandigen Leitbündelscheiden der Wurzeln zu den Endodermen nachgewiesen. Als typisch für die Endodermen betonte Caspary (1866, S. 114 u. a. a. St.) ihre allgemeine Verbreitung und ferner den Umstand, dass sie stets ein festgeschlossenes Rohr ohne Zwischenzellräume um die Leitbündel bilden. Da Caspary (1858, S. 441, 448) der Meinung war, dass die Endodermen wesentlich zum Schutz der Leitbündel dienen, so nannte er sie „Schutzscheiden“. Ein neues Charakteristikum der Endodermen wurde durch Nikolai (1865, S. 69) bekannt, welcher zuerst an den Erdwurzeln von Polygonatum multiflorum und den Luftwurzeln mehrerer Orchideen und Araceen beobachtete, dass die vor den Tracheenteilen liegenden Zellen der Endodermis sich hinsichtlich der Wandverdickung anders verhalten können, als die den Siebteilen gegenüberstehenden Zellen, indem sie nämlich dünnwandig bleiben, während die letzteren sich stark verdicken. Leitgeb (1865, S. 207), welcher die Endodermis wie andere Autoren „Kernscheide“ nannte, beschrieb dieselbe Erscheinung gleichzeitig genauer für die Endodermen der Orchideenluftwurzeln. van Tieghem (1871, S. 124, u. a. a. St.) brachte dann zahlreiche Angaben (u. a. für etwa 65 Angiospermen) über durchgehende Verbreitung der Schutzscheide (membrane protectrice) bei den Wurzeln der Gefässkryptogamen und

Phanerogamen. Russow (1872, S. 168 u. 1875, S. 72) gab eine Übersicht über die Verdickungsformen der Endodermis-Zellen und teilte die Endodermscheiden auf Grund der gewonnenen Ergebnisse einmal ein in Primanscheiden oder Schutzscheiden schlechthin, worunter er Endodermscheiden verstand, bei denen „entweder die ganze Wand“ oder „häufiger nur ein wellenförmig geformter Streifen der zur Leitbündeloberfläche senkrecht gestellten Wände resistent ist gegen Schwefelsäure“, und dickwandige Sekundan- oder Succedanscheiden, d. h. Scheiden, welche sich aus den erstgenannten Scheidenformen durch Verdickung der Wand entwickeln. Nach Art dieser Verdickung unterschied Russow (l. c.) die Sekundanscheiden weiter in Steifungsscheiden oder O-Scheiden mit gleichmässiger Verdickung aller Wände und Stützscheiden oder C-Scheiden mit innenseitiger hufeisenförmiger Verdickung der Zellen. De Bary (1877, S. 129) legte bei der Beschreibung der Endodermen unter Ausseracht-lassen der Topographie das Hauptgewicht auf die Histologie der Endodermen und nannte als in dieser Hinsicht für die letzteren charakteristische Merkmale hauptsächlich die besondere chemische Beschaffenheit der Membranen, von denen er vermutete, dass sie verkorkt seien, den Besitz lebender Protoplasten, den lückenlosen seitlichen Zusammenhang der Zellen der Endodermen. Da in allen diesen Eigenschaften auch die de Bary allein sicher bekannten Kurzzellen-Interkuten mit den Endodermen übereinzustimmen schienen, so rechnete er zu den Schutzscheiden auch diese Interkuten und benutzte den von Oudemans (1861) für die letzteren eingeführten Namen „Endodermen“ als Gesamtzeichnung für diese beiden und alle ihnen in ihren histologischen Eigenschaften ähnlichen Gewebe. Für diese Auffassung der Endodermen sprach sehr, dass v. Höhnel (1877, S. 636, 638) die Verkorkung der Wände einzelner Endodermen unmittelbar nach de Bary sicher nachweisen konnte. Damit war ein sehr wesentliches Charakteristikum der Endodermen gegeben, dessen Existenz man bisher nur vermutet hatte. Es ist dabei aber zu beachten, dass v. Höhnel nur die Verkorkung älterer Zellen bewies, dass aber aus seiner Darstellung nicht klar hervorgeht, ob er auch die Eigenschaften des undulierten Streifens (des Casparyschen Streifens) der „Primanscheiden“ genau studierte. Von dieser typischen Wandpartie hatte schon Russow (1875, S. 71) ohne einen Beweis behauptet: „Dieser wellige bandartige Teil verkorkt bekanntlich.“ Ähnlich hatte sich de Bary (1877, S. 130) ausgesprochen. Nun versicherte auch v. Höhnel (1877, S. 633) an einer Stelle, ohne sichere Unterlagen zu bringen, dass die „Verkorkung“ der Radialwände der Endodermen „stärker ist und auch früher beginnt, als die der tangentialen Wände“. Seit dieser Bemerkung v. Höhnels galt ganz allgemein der Casparysche Streifen für verkorkt. Die wertvollen Ergebnisse der Arbeit v. Höhnels wurden dort, wo spezielle Untersuchungen angestellt wurden, in der nächsten Folgezeit nicht immer verwertet, so z. B. noch nicht von Klinge (1879, S. 21) und Olivier (1880, S. 66 u. f.). Arthur Meyer (1881[I], S. 287, 1881[II], S. 257, 1883, S. 562) brachte für einige Fälle Bestätigungen der auf die Zellwände älterer Endodermen bezüglichen Angaben v. Höhnels und erweiterte unsere Kenntnisse von den Endodermen durch genaue Beschreibung der weitgehenden Teilungsfähigkeit der Endodermzellen. Auch zeigte er (1881[I], S. 276) für einen Fall, dass die den Endodermen sich unmittelbar anlehnenden Aussenscheiden nicht verkorkt sind. Eine Reihe neuer morphologischer Daten über die Endodermen ergab sich aus Schwendeners (1882) bekannten Untersuchungen über die Schutzscheiden. Von den Ergebnissen dieser Untersuchungen sollen hier nur die für die vorliegenden Fragen wichtigsten erörtert werden. Schwendeners Untersuchungen erhielten ihre Richtung durch seine Auffassung von den Funktionen der Endodermen, wonach die letzteren vermöge der Eigenschaften der „mechanischen Widerstandsfähigkeit, der Kontinuität der Querschnittsform und der relativen Impermeabilität“, — wobei wesentlich die Impermeabilität gegen Wasser gemeint ist —

wirksam sein sollen. Unter dem Gesichtspunkt dieser Auffassung behandelte er die histologischen Merkmale der Endodermen. So behauptete er, dass der Casparysche Streifen als ein gegenüber den anderen Wandteilen der Primanscheiden durch besonders geringe Dehnungs- und Kontraktionsfähigkeit ausgezeichnete, zugfeste Wandpartie anzusehen sei, welche im lebenden Organ durch den Turgorzustand der Zelle glatt gespannt erhalten werde und die charakteristische Wellung erst bekomme, wenn durch die Aufhebung des Turgors eine Spannungsänderung der Wand und damit eine verschiedene Kontraktion des Casparyschen Streifens und der aus Cellulose bestehenden übrigen Wandteile eintrete. Schwedener hat die angeblich geringe Dehnungsfähigkeit des Casparyschen Streifens nicht direkt bewiesen, sondern diese Eigenschaft nur aus der von ihm und früheren Autoren noch gar nicht sicher erwiesenen Kutisierung des Streifens geschlossen, weil er beobachtet hatte, dass in Epidermen mit Kutikula und in Korkschichten schon bei geringer Dehnung Risse entstehen. Hierauf wird bei der Beurteilung der Funktion des Casparyschen Streifens zu achten sein. Die oben erwähnte Anschauung Schwendeners brachte es mit sich, dass dieser im übrigen auf die histologischen Merkmale der „Primanscheiden" weniger achtete; er begnügte sich darauf hinzuweisen, dass bei diesen Scheiden die verkorkten „Streifen in ihrer Gesamtheit bloss ein hohlcylinderisches Netzwerk mit langgezogenen Maschen bilden", wodurch „selbstverständlich der diosmotische Verkehr der Säfte zwischen den angrenzenden Geweben in keiner Weise eingeschränkt" werde. Das Hauptaugenmerk richtete Schwendener auf die dickwandigen Sekundanscheiden, welche er für die typischen Formen der Endodermen zu halten scheint. Er führte, um die Impermeabilität dieser Scheiden zu beweisen, den Nachweis, dass ihre „inneren Grenzlamellen für Jod und Tannin undurchlässig sind und zeigte, eine Angabe von Caspary (1866, S. 109) bestätigend, dass die Verdickungsschichten dieser Scheiden manchmal aller Tüpfel entbehren. Dabei gab er ferner an, dass die Endodermen entweder „durchgehends aus anatomisch gleichartigen Zellen" oder aus zweierlei Zellen bestehen, „von denen die einen leicht oder doch in höherem Grade permabel sind als die anderen und auch in den Fällen, wo die letzteren mehr oder weniger derbwandig aussehen, keinerlei Verdickungen zeigen". An der Hand von Beispielen wies Schwendener nach, dass diese letzterwähnten, schon früher gelegentlich beobachteten, dünnwandigen Zellen nicht selten durch Form und relativ geringe Grösse ausgezeichnet sind und dass sie einzeln oder zu mehreren sogen. „Durchgangsstellen" bilden, welche stets den Tracheenteilen radial opponiert erscheinen. Erneute genaue Untersuchungen über die Morphologie der Endodermen und ihrer Zellen verdanken wir van Wisselingh (1884, 1885). Dieser behauptete, dass die Erscheinung des Casparyschen Punktes nicht nur durch die wellenförmige Faltung der Wand, sondern auch durch die chemische Beschaffenheit und Struktur des Casparyschen Streifens hervorgerufen werde. Er dachte sich den Casparyschen Streifen als verkorkt im hier gebrauchten Sinne wie aus folgenden Worten hervorgeht: „Les bandes subérifiées sont opposées l'une à l'autre dans les parois latérales et transverses. Elles sont séparées par la lamelle moyenne, qui là où elle se trouve entre les parties subérifiées des parois a subi une lignification." (van Wisselingh 1885, S. 4.) Beweise für diese Behauptung brachte van Wisselingh aber nicht, sondern er führte selbst an, dass die Zartheit des Casparyschen Streifens die Erkennung der für verkorkte Wände charakteristischen Lamellen verhindere, (van Wisselingh 1884, S. 7). Gegenüber Schwendener zeigte van Wisselingh, dass die Wellung des Casparyschen Streifens in manchen Fällen auch im lebenden Organ an unverdickten, wie sekundär verdickten Zellen der Endodermis vorhanden ist. Damit war die oben wiedergegebene Erklärung Schwendeners für die Entstehung der Wellung nicht mehr ausreichend und van Wisselingh führte deshalb die Wellung zurück auf eine Volumenzunahme des Wandstreifens bei

der Verkorkung, wobei er sich auf Angaben Strasburgers (1882, S. 146 ff.) stützte, welcher eine ähnliche Erklärung für das Zustandekommen der Kutikularfalten und -höcker gegeben hatte.

Während frühere Autoren über genauere Angaben über den Zeitpunkt der Entstehung der Suberinlamellen noch nicht verfügten, zeigte van Wisselingh (l. c.) an mehreren Beispielen, dass die Zellen der Endodermen ihre Suberinlamellen auf die jüngsten, manchmal an den Tangentialseiten der Zellen getüpfelten Wandschichten appositiv auflagern und dann erst, ebenfalls durch Apposition, die aus verholzender Cellulose bestehenden Verdickungsschichten erzeugen. Bei Gelegenheit einer anderen Arbeit (1886, S. 15) behauptete van Wisselingh auch, dass bei den Endodermen eine Differenzierung in kurze und lange Zellen niemals vorkommt, und dass höchstens in einigen Fällen die tracheenständigen Endodermis-Zellen etwas kleiner seien als die gegenüber den Siebteilen liegenden Zellen der Endodermis. Damit setzte sich van Wisselingh in Widerspruch zu Angaben Schwendeners (1882, S. 113 u. a. St.), die aber, wie ich noch zeigen werde, auf richtigen Beobachtungen beruhen. Von Interesse waren schliesslich die Angaben van Wisselinghs über den Entwicklungsgang der Endodermen. Aus den betreffenden Ausführungen lässt sich entnehmen, dass van Wisselingh drei Arten von Endodermen kannte, erstens solche, bei denen, wie das Beispiel von Luzula beweist, alle Zellen einer Querschnittszone gleichzeitig verkorken und Verdickungsschichten anlegen; zweitens Formen, bei welchen wie bei Iris Güldenstaedtiana, die tracheenständigen Endodermis-Zellen bedeutend später verkorken und sich verdicken als die vor den Siebteilen stehenden Elemente der Endodermis, und drittens Endodermen, bei welchen die tracheenständigen Zellen völlig von der Verkorkung und Verdickung ausgeschlossen bleiben. Allerdings hat van Wisselingh auf diese Typen selbst keine besondere Rücksicht genommen. de Vries (1886, S. 58) nahm an, dass in der Wurzel neben dem Pericambium hauptsächlich die Endodermis die Höhnelsche Druckgrenze bilde, weil sie zu dieser Funktion durch bestimmte histologische Merkmale besonders befähigt sei. Zu diesen Merkmalen rechnete er den Casparyschen Streifen, welchen er unter Hinweis auf die oben angeführten Untersuchungen v. Höhnels (1877) als infiltriert mit Suberin und deswegen als undurchlässig für diejenigen Wassermengen bezeichnete, welche vom Gefässbündel aus in die Radialwände der Endodermis gepresst würden („dat van uit den vaatbundel in deze wanden geperst wordt“ [de Vries 1886, S. 58]).

Als eine weitere für die Funktion als Druckgrenze zweckentsprechende Einrichtung nannte er unter Hinweis auf die seit Caspary (1858, S. 442) und Pfitzer (1868, S. 309) [1]) bekannte Erscheinung, dass der Protoplast querdurchschnittener Endodermis-Zellen zu einem zwischen den Casparyschen Streifen ausgespannten Bande zusammengezogen ist, die sich hierin offenbarende feste Adhäsion der Endoderm-Protoplaste an dem Rahmenwerk des Casparyschen Streifens. de Vries betonte noch, dass diese Adhäsion selbst bei der Kontraktion der Protoplasten durch Schwefelsäure nicht aufgehoben wird. Diese Einrichtung soll nach de Vries verhindern, dass vom Leitbündel aus Wasser zwischen den Radialwänden und den Protoplasten hindurch gedrückt wird. Schliesslich machte de Vries auch auf den hohen, in den Zellen der Endodermis herrschenden Turgordruck aufmerksam, welcher ausschliesse, dass an den tangentialen Seiten der Endodermen Wasser vom Gefässbündel aus durch die lebenden Protoplasten der Endodermis hindurch nach der Rinde übertreten könne. Seine Behauptungen versuchte de Vries auch experimentell zu beweisen, indem er folgenden Versuch anstellte. In das Gefässbündel einer abgeschnittenen, doch sonst unverwundeten Wurzel wurde am

[1]) Pfitzer (1868, S. 309) hatte geäussert, dass an den gewellten, also verhältnismässig rauheren Stellen der Wand der Zellinhalt bei Kontraktion „vermutlich aus Gründen der Adhäsion“ hafte.

älteren Ende Wasser unter hohem Druck eingepresst; darauf wurde in der Nähe der Wurzelspitze das Rindenparenchym vorsichtig mit einem Rasiermesser abgetragen. Es zeigte sich dabei, dass aus der Wunde kein Wasser ausfliesst, „solange die Druckgrenze unversehrt bleibt". (de Vries, 1886, S. 789.) Zu diesem Versuch ist schon hier zu bemerken, dass er nicht beweist, dass die Endodermis selbst als wasserundurchlässige Druckscheide wirkte. Diese Leistung könnte auch vom Pericambium ausgegangen sein. De Vries gibt selbst an, dass der letzte Tangentialschnitt, welcher nötig war, damit bei obigem Versuch Wasser aus den Erstlingstracheen austrat, „een deel van de Kernscheede en van het pericambium" wegnahm und einzelne Tracheen öffnete. Im Verlauf der erwähnten Untersuchungen gelang es ferner de Vries in der Endodermis Plasmaströmungen nachzuweisen, deren breite Hauptbahn auf den Tangentialseiten und Schmalseiten der Zelle liegt, während auf den radialen Seitenwänden nur feine die Hauptbahnen verbindende Strömungen auftreten. Nach Strasburger (1891, S. 105, 309, 344, 406, 407, 434 u. a. a. St.), welcher die Endodermis ähnlich wie de Vries als Druckgrenze auffasst, ist der Casparysche Streifen kutisiert (in dem hier gebrauchten Sinne). Die Kutisierung soll „durch die ganze Dicke der primären Wandung der Endodermiszellen" reichen, sodass „das Band ein einheitliches Membranstück zwischen den zusammenhängenden Endodermiszellen" bilde, welches die Festigkeit des seitlichen Zusammenhanges der Endodermis-Zellen erhöhen und die Entstehung von radialen Intercellulargängen in der Endodermis verhindern soll. (Strasburger 1991, S. 407.)

Die Wellung des Casparyschen Streifens machte Rimbach (1887 u. 1893) in zwei Arbeiten zum Gegenstand neuer Untersuchungen. Dabei stellte sich heraus, dass es einmal, wie van Wisselingh richtig beobachtet hatte, Wurzeln gibt, bei welchen schon im lebenden Organ der Casparysche Streifen gewellt ist, dass andererseits aber Wurzeln vorkommen, bei welchen — in Übereinstimmung mit Schwendeners Ansicht — der Casparysche Streifen im lebenden Organismus niemals gewellt ist, sondern die charakteristische Faltung erst bei der Präparation erlangt. Rimbach (1893, S. 94) machte durch eine Reihe von Beobachtungen und Versuchen sehr wahrscheinlich, dass auch die Erklärung van Wisselinghs für das Zustandekommen der im lebenden Organismus vorhandenen Wellung des Casparyschen Streifens nicht zutreffend sein kann, sondern dass diese Wellung besser durch die Wirkung der Wurzelkontraktion erklärt werden kann. Betreffs dieser hier nicht weiter interessierenden Fragen verweise ich auf die sehr ausführlichen Auseinandersetzungen Rimbachs (1893, S. 104 ff.).

B. Die Zellen der Endodermis.

Die Zellen der Endodermis lassen im vollkommensten Falle vier Entwicklungsstadien erkennen, welche wesentlich durch die Ausbildung der Membran charakterisiert sind und welche man als Embryonalzustand, Primär-, Sekundär- und Tertiärzustand der Endodermis-Zelle bezeichnen kann. Im Embryonalzustand besitzen die Zellen im Bau der Membran und des Protoplasten vollkommen den Charakter von Meristemzellen. Der Primärzustand wird hauptsächlich durch die relativ dünne, unverkorkte Membran und durch das Rahmenwerk des Casparyschen Streifens charakterisiert (Taf. V, Fig. 83). Für den Sekundärzustand ist eine noch relativ dünne, aber allseitig verkorkte und ausserdem mit dem Casparyschen Streifen versehene Zellwand typisch (Taf. V, Fig. 87). Im Tertiärzustand

sind einzelne oder alle Wände der Zellen stark verdickt durch zahlreiche, hervorragend mechanisch wirksame Lamellen, welche auf die im Sekundärzustand der Zelle vorhandenen Wandschichten aufgelagert werden (Taf. V, Fig. 82, 84, 102). Man kann diese Verdickungslamellen in ihrer Gesamtheit als Tertiärschichten bezeichnen. Von diesen Entwicklungszuständen können die drei letztgenannten als Dauerzustände auftreten, sodass es zweckmässig erscheint, von Primärendodermzellen (= Endodermzellen im Primärzustand), Sekundärendodermzellen (= Endodermzellen im Sekundärzustand) und Tertiärendodermzellen (= Endodermzellen im Tertiärzustand) zu sprechen. Wir wollen zunächst die äussere Form der Endodermis-Zellen besprechen.

Bekanntlich sind die Endodermis-Zellen meist mehr oder minder langgestreckte prismatische Elemente mit meist vier- bis sechsseitiger, tangential gedehnter („tonnenförmiger") oder nahezu isodiametrischer oder auch radial gestreckter Querschnittsform. Die Querwände der Zellen liegen meist horizontal, so bei den meisten Dikotyledonen und vielen Monokotyledonen, in einigen Fällen auch mehr oder minder schräg, sodass die Zellenden auf dem tangentialen Längsschnitt zugeschärft erscheinen, letzteres namentlich bei Monokotyledonen, z. B. bei Ananassa macrodontes, Phoenix dactylifera, Hydrosme Rivieri. Diese gestreckten Formen der Endodermiszellen sind weitaus am häufigsten. Sie waren bei den von mir untersuchten Pflanzen im allgemeinen drei bis fünfzehn Mal länger als breit und schwankten in der Längenausdehnung zwischen 50 μ (Acorus Calamus) und 875 μ (Iris germanica). Neben den langen Zellen finden sich in den Endodermen mancher Pflanzen aber auch auffallend kurze Zellen, wie dies schon Schwendener (1882, S. 113) richtig angegeben, van Wisselingh (1886, S. 15) aber in Abrede gestellt hat. Ich fand kurze Endodermiszellen bei Iris germanica und Asparagus officinalis. Bei Iris germanica hat sie schon Schwendener (1882) gesehen und gezeichnet. Auf tangentialen Längsschnitten erscheinen die kurzen Zellen der Endodermis bei Iris 2 bis 3 mal länger als breit (Taf. V, Fig. 97), bei Asparagus officinalis fast quadratisch (Taf. V, Fig. 96). Im übrigen gleichen in der Gestalt und auch hinsichtlich des Casparyschen Streifens die kurzen Endodermis-Zellen bei beiden Pflanzen völlig den gestreckten Elementen der Endodermis. Ebenso verhalten sich in dieser Beziehung die kurzen Zellen, welche Schwendener (1882, S. 114, Fig. 39—41) in der Endodermis von Renanthera coccinea gesehen hat. Mit den Kurzzellen der Interkuten stimmen die kurzen Endodermiszellen der genannten Pflanzen nicht überein[1]). Bei Iris (und Picea excelsa) sah ich, dass die kurzen Zellen schon in Wurzelzonen von relativ geringem Spitzenabstand vorhanden sind; sie werden also wahrscheinlich schon am Vegetationspunkt gleichzeitig mit den langen Zellen angelegt.

1. Der Bau der Primärendodermzellen.

Die Primärendodermzellen besitzen stets dünne Wände; die letzteren sind besonders zart an den Zellen, welche sich später zu Sekundärendodermzellen weiterentwickeln. So beträgt z. B. die Dicke der Tangentialwände bei Cannabis sativa nur 0,3 μ,[2]) bei Ricinus communis 0,4 μ, bei Iris germanica 0,6—0,7 μ, bei Drosophyllum lusitanicum 0,7 μ, während die Radialwände mitunter

[1]) Bei Picea excelsa finden sich ebenfalls kurze Zellen in der Endodermis, welche kegelstumpfförmig und in der Form sehr den Kurzzellen der Interkuten ähnlich sind, welche aber, soweit ich sehen konnte, ebenfalls den Casparyschen Streifen besitzen und insofern mit typischen Primärendodermzellen übereinzustimmen scheinen. Die Gymnospermen werden in Bezug auf die Endodermen noch genauer untersucht werden.

[2]) Die Masse beziehen sich nur auf die vom Protoplasten der Endodermiszelle erzeugte Wandschicht.

noch dünner, bei Cannabis sativa z. B. nur 0,2—0,25 μ, bei Iris germanica etwa 0,4 μ dick sind. Die äusseren Tangentialwände übertreffen oft schon bei ganz jungen Zellen die Radialwände an Dicke, wie van Wisselingh (1885, S. 12, u. Fig. 2, 3, 13, 14) zuerst für Iris Güldenstaedtiana und Funkia ovata angegeben hat, und man auch bei Ananassa macrodontes (Taf. V, Fig. 83) und Iris germanica (Taf. V, Fig. 101) leicht beobachten kann. Die Radialwände bleiben auch stets relativ dünn und werden nach dem heute Bekannten selbst bei alten Primärendodermzellen niemals dicker wie die Tangentialwände, wie dies nach Strasburger (1891, S. 105) bei den Endodermscheiden von Blättern vorkommt.

Die Tangentialwände werden mit zunehmendem Alter der Primärendodermzellen nicht selten etwas dicker; doch beträgt auch der grösste von mir beobachtete Querdurchmesser dieser Wände nicht mehr als 2,75 μ[1]) (Helleborus niger).

Die Tüpfel der Primärendodermzellen haben meist ovale Form (Taf. V, Fig. 86 t); sie treten öfters an beiden Tangentialwänden der Zelle auf, hier namentlich bei älteren Zellen leicht sichtbar, z. B. bei Funkia ovata (siehe van Wisselingh 1885, Fig. 15, 16), Agapanthus praecox, Hemerocallis fulva, Haemanthus Lindeni, Helleborus niger (Taf. V, Fig. 106 t.), Lilium candidum u. a. Bei den gestreckten Primärendodermzellen von Iris germanica liegen die Tüpfel anscheinend nur an der äusseren Tangentialwand und werden hier erst nach der Quellung der mit Eau de Javelle macerierten Membran in Kalilauge leichter sichtbar (Taf. V, Fig. 101 t.). Auffallend reichlich getüpfelt erscheinen die Tangentialwände der kürzeren Primärendodermzellen bei Iris germanica (Taf. V, Fig. 97), wie schon Schwendener (l. c.) angegeben hat. Tüpfelung der radialen Wände der Primärendodermzellen von Wurzeln ist bis jetzt mit Ausnahme einer nicht bestimmt ausgesprochenen Angabe von Caspary (1866, S. 105) bezüglich Ranunculus Ficaria nicht beschrieben worden; ich beobachtete an den radialen Längswänden bei Vincetoxicum officinale annähernd elliptische, quer zur Längsachse der Wand gestellte Tüpfel (Taf. V, Fig. 91 t.), die vorzugsweise in der Längszone des Casparyschen Streifens liegen. Da die Tertiärendodermzellen bei einzelnen Pflanzen auch Tüpfel in den Tertiärschichten der Radialwände anlegen (Taf. V, Fig. 84 u. 102), so ist die eben besprochene Art der Tüpfelung, welche bei den Endodermscheiden der Blätter gleichfalls beobachtet wurde (Strasburger 1891, S. 105), und welcher wohl auch eine normale Perforation der Wand entspricht, vielleicht häufiger. Tüpfelung der Querwände, welche bei Tertiärendodermzellen vorkommt, habe ich bei den Primärendodermzellen nicht gesehen. Strasburger (1891, S. 105) gibt an, dass die terminalen Wände in der Endodermscheide des Blattes von Taxus ungetüpfelt sind.

Bezüglich der mikrochemischen Beschaffenheit der Membranen ist folgendes zu erwähnen. An den Tangentialwänden, namentlich den aussenseitigen, lassen sich zuweilen trotz der Zartheit der Wände ohne weiteres zwei Lamellen von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen unterscheiden; so sind bei Agapanthus umbellatus die Tangentialwände differenziert in eine älteste äusserst dünne, stärker lichtbrechende Lamelle, welche sich mit Chlorzinkjod schwach blau färbt und welche der Mittellamelle entspricht, und eine ihr innen aufliegende, etwas dickere, getüpfelte Celluloselamelle von schwächerem Lichtbrechungsvermögen. Ähnliches sieht man an der Aussenwand der Primärendodermzellen von Iris germanica (Taf. V, Fig. 101). Hier bleibt die Mittellamelle von sehr jungen Zellen in Chlorzinkjod überall — auch an den Zwickeln — farblos, während die innere Lamelle darin rein blau wird. Ähnliche Reaktionen geben die Tangentialwände nach A. Meyer (1881, S. 257) bei Aconitum Napellus, nach van Wisselingh (1885, S. 12) bei Funkia ovata und Luzula silvatica.

[1]) Die Masse beziehen sich nur auf die vom Protoplasten der Endodermiszelle erzeugte Wandschicht.

Häufig erscheinen die Tangentialwände der Primärendodermzellen so dünn, dass man eine Differenzierung in verschiedenartige Lamellen nicht an ihnen feststellen kann. Solche Wände färben sich mit Chlorzinkjod gleichmässig schwach blau.

Die Veränderungen, welche die Tangentialwände an älteren Primärendodermzellen erfahren, sollen weiter unten besprochen werden. Die äusserst zarten Radialwände lassen an jungen Zellen niemals eine Lamellenstruktur erkennen, sondern sind stets einheitlich gebaut, wie schon van Wisselingh (1885, S. 12) beobachtet hat. Das hauptsächlichste Charakteristikum der radialen Seiten- und Querwände bilden bekanntlich die Casparyschen Streifen, welche in Form eines zusammenhängenden Rahmens die Zelle umgeben und entweder auf einem schmäleren Streifen oder auf der ganzen Fläche der Wände zur Ausbildung gelangen. Im ersten Falle bestehen die nicht zum Casparyschen Streifen gehörigen Teile der Radialwände gewöhnlich aus denselben Stoffen wie die Mittellamellen der Parenchymzellen. Der sich nicht über die ganze Wand erstreckende Streifen liegt, wie bekannt, entweder auf einer mittleren, meist aber der Innenwand wenig genäherten Längszone der Wand, z. B. bei Hydrocharis Morsus Ranae, Zea Mais, Saccharum officinarum, Phoenix dactylifera, Anthurium Andraeanum, Arum italicum, Calla palustris, Agapanthus praecox u. a., oder er ist der inneren Tangentialwand auffallend nahe gerückt, besonders wenn die Radialwände relativ breit sind, wie z. B. bei Irisarten, bei Ananassa macrodontes (Taf. V, Fig. 83, 101 ep.), Arundinaria japonica u. s. w. Besonders auffallend tritt diese Annäherung des Casparyschen Streifens an die innere Tangentialwand in Erscheinung an den in älteren Primärendodermzellen von Helleborus niger öfter entstehenden radialen Teilwänden (Taf. V, Fig. 106 cp.). Hier grenzt der sich unmittelbar nach Anlage der Wand bildende Streifen unmittelbar an die innere Tangentialwand. Erstreckt sich der Casparysche Streifen über die ganze Radialwand, so reicht er bis nahe (Pancratium) oder unmittelbar an die Zwickel heran; bei Agapanthus praecox scheinen auch die Mittelpartien der Zwickel stofflich mit dem Casparyschen Streifen übereinzustimmen. Die Wellung des Streifens und die dadurch bedingte Erscheinung des Casparyschen Punktes sind hinlänglich bekannt durch die Untersuchungen Schwendeners (1882, S. 141), Rimbachs (1893, S. 44) und van Wisselinghs (1884, S. 8). Es mag an dieser Stelle betont werden, dass die Bezeichnung „Casparyscher Punkt“ zweckmässig nur für die durch Wellung eines Casparyschen Streifens verursachte Erscheinung benutzt werden sollte. Wellung tritt, wie wir wissen, auch an Membranen ein, welche nicht den Casparyschen Streifen ausbilden, z. B. an den Wänden mancher Interkutiszellen. (Vergl. Rimbach 1893, S. 401.) Auf dem Querschnitt lassen derartige Membranen eine ähnliche Erscheinung wie die des Casparyschen Punktes sichtbar werden, d. h. man sieht ebenfalls eine scheinbare Verdickung der Membranen, welche sich hier aber stets über die ganze Radialwand auszudehnen scheint. Auf diese bei manchen Interkuten auftretende Erscheinung hat van Tieghem (1891, S. 678) besonderen Wert gelegt und sie anscheinend als Beweis für die Identität der Interkutis und Endodermis in histologischer Hinsicht angesehen. Es ist daher wichtig zu betonen, dass der Casparysche Streifen nur an den Zellen der Endodermen und der Endodermscheiden von Achsen und Blättern vorkommt und sich bei der Interkutis nie findet. [1]) Auf diese Tatsache hat übrigens schon van Wisselingh (1886, S. 15) hingewiesen.

Wir können nunmehr die mikrochemischen Eigenschaften des Casparyschen Streifens erörtern.

[1]) Streng genommen müsste man zwei Arten von Endodermzellen unterscheiden, nämlich solche, welche zu keiner Zeit den Casparyschen Streifen besitzen, und solche, welche denselben unmittelbar, nachdem sie das Embryonalstadium verlassen, anlegen. Die erstgenannten Zellen könnte man als Interkutiszellen, die anderen als Endodermzellen (im engeren Sinne des Wortes) bezeichnen.

Herr Professor A. Meyer hatte mich veranlasst, bei der Untersuchung des Casparyschen Streifens die Frage zu beobachten, ob vielleicht schon die Membrangrundlage des Streifens aus ähnlichen Stoffen bestehe, wie sie den Kallus der Siebröhre charakterisieren. Es ist dieser Gesichtspunkt deshalb von Wert, weil gerade die Kallussubstanzen dazu dienen, die Wanderung von Nährstoffen durch die Membranen zu verhindern. Ausserdem war ich auf Anregung von Herrn Professor Meyer von der weiteren Frage ausgegangen, ob sich etwa im Entwicklungsgang des Casparyschen Streifens ein Primärzustand, in welchem er Korkstoffe nicht enthält, von einem Sekundärzustand, in welchem er kutisiert oder verkorkt ist, unterscheiden lasse. Bei meinen Untersuchungen zeigte sich folgendes. In den jüngsten Embryonalzellen der Endodermis lässt sich weder durch optische, noch durch chemische Hilfsmittel eine Andeutung des Casparyschen Streifens entdecken. Behandelt man derartige Zellen, z. B. solche von Iris germanica oder Zea Mais einige Minuten mit Eau de Javelle bis zur Lösung des Protoplasten, welche man mit dem Mikroskop verfolgt, und färbt dann nach Auswaschen in 5-proc. Salzsäure mit Chlorzinkjod, so zeigt sich die Radialwand gleichmässig schwach hellblau gefärbt. Etwas ältere Embryonalzellen der Endodermis lassen die Anlage des Casparyschen Streifens erkennen. Derselbe wird im jüngsten Stadium erst deutlich sichtbar, wenn durch Einwirkung von Eau de Javelle, Chloralhydratlösung oder anderen Reagentien seine Wellung verstärkt wird; bei Beobachtung mit stärksten Systemen erscheint er in der ersten Anlage als eine schmale, in ihrer ganzen Dicke einheitliche, stärker lichtbrechende Wandpartie. Bei Zea Mais (junge Nebenwurzeln von etwa vier Wochen alten Pflanzen) sah ich, dass der Casparysche Streifen im ersten Entwicklungszustand (an Zellen von etwa 5 mm Spitzenabstand) sich nach ganz kurzer Einwirkung von Eau de Javelle in Chlorzinkjod nicht oder nur schwach gelblich färbt, dass er dabei relativ stark lichtbrechend bleibt und sich von den übrigen schwach hellblauen Stellen der Radialwand schwach abhebt. Mit zunehmendem Alter der Zellen wird der Streifen etwas breiter. Schon van Wisselingh (1885, S. 20) gibt an, dass der Casparysche Streifen zunächst als ein gelbliches Pünktchen erscheint, welches sich bald etwas verbreitert. Ich fand bei einer jungen Nebenwurzel einer 3—4 Wochen alten Pflanze von Zea Mais den Casparyschen Streifen in der ersten Anlage zwischen 0,7 und 1,3 μ, im definitiven Zustand meist 1,6 μ breit. Bei Funkia Sieboldiana hatte der Casparysche Streifen in Zellen von 2,5 mm Spitzenabstand eine durchschnittliche Breite von 1,6 μ, in Zellen von 3—4 mm Spitzenabstand eine solche von 2,1 μ, in Zellen von 5—6 mm Spitzenabstand eine Breite von 2,7 μ. An jungen Primärendodermzellen von Iris germanica fand ich den Streifen 1,5—1,6 μ breit. Im definitiven Zustand erscheint der Casparysche Streifen der Primärendodermzelle als eine etwas gelbliche, relativ stark lichtbrechende Wandpartie, die in Wirklichkeit nicht merkbar dicker ist als die angrenzenden Membranteile. Das Verhalten des definitiv entwickelten Casparyschen Streifens gegen Reagentien ist folgendes:

Phloroglucin-Salzsäure färbt den Streifen in seiner ganzen Dicke einheitlich und intensiv rot. Diese Reaktion, welche am besten an den ungewellten Querwänden der Zellen auf radialen Längsschnitten zu studieren ist, tritt schon an den jüngsten Primärendodermzellen auf, liess sich aber bei Zea Mais nicht an den ersten Anlagen des Casparyschen Streifens erhalten. Die Phloroglucin-Reaktion ist für die Casp. Streifen aller von mir untersuchten Endodermen charakteristisch. Kurze Einwirkung von Eau de Javelle verhindert das Eintreten der Phloroglucin-Färbung im allgemeinen nicht und macht die letztere wenigstens bei Haemanthus Lindeni leichter erkenntlich. Bei Anwendung dieses Eau de Javelle-Phloroglucin-Verfahrens zeigt sich an den Querwänden der Endodermis (auf radalien Längsschnitten) bei Haemanthus Lindeni der rotgefärbte Wandstreifen

beiderseitig begrenzt von einer zarten hellbräunlichen, aber nicht scharf kontourierten Lamelle; die letztere gehört nicht zur Wand, sondern ist eine feine, von Eau de Javelle nicht gelöste Plasmalamelle, welche sich in der ganzen Zelle vorfindet, aber nur am Casparyschen Streifen der Membran dicht angepresst ist.

In konz. Schwefelsäure ist der Casparysche Streifen in allen untersuchten Fällen unlöslich; er wird von der Säure, ohne eine Quellung zu erleiden, dunkel gefärbt und stärker gewellt.

In konz. Chromsäurelösung wird zunächst die Wellung des Casparyschen Streifens verstärkt und dadurch die Erscheinung des Casparyschen Punktes auffallender; bei längerer Einwirkung der Chromsäure wird der Streifen bei allen von mir darauf untersuchten Pflanzen ohne erkennbaren Rückstand gelöst. Die Lösung geht bei Iris germanica und Vincetoxicum officinale innerhalb von 30 Minuten vor sich.

Kalilauge färbt den Casparyschen Streifen in der Kälte schwach gelblich. Beim Erwärmen verschwindet allmählich die Gelbfärbung und der Casparysche Streifen erscheint schliesslich farblos, bleibt dabei aber stärker lichtbrechend als die benachbarten Wandteile und in seiner ganzen Masse einheitlich. Korkstofflamellen oder Korkstoffseifen werden bei dieser Behandlung am Streifen nicht sichtbar.

Chlorzinkjod färbt den Casparyschen Streifen einheitlich braun; gleiche Färbung bewirkt Chlorcalciumjod. (Reagens nach Mangin, 1888, S. 241 ff.)

Sudanglycerin färbt den Streifen sowohl in der Kälte wie in der Wärme gleichmässig schwach rot. Die Intensität der Färbung steht weit hinter derjenigen zurück, welche die kutisierten Lamellen der Epidermis oder die Suberinlamellen mit Sudan III annehmen; sie gleicht etwa in der Stärke der Sudanfärbung von Tracheenmembranen. In konz. Schwefelsäure werden die mit Sudan III gefärbten Streifen vorübergehend violett. Die durch Sudan III eintretende Rotfärbung des Streifens ist gewöhnlich überhaupt nur deutlich mit starken Apochromaten an zarten Querschnitten, oder auf dünnen radialen Längsschnitten an den Schnittflächen der ungewellten Horizontalwände wahrzunehmen. Die Verwendung von schwachen achromatischen Systemen kann Täuschungen herbeiführen, namentlich wenn die Färbung an etwas dickeren Querschnitten ausgeführt wurde. Es lässt sich dann nämlich nicht die wirkliche Schnittfläche des Streifens scharf einstellen, sondern man erhält das durch die kleinwellige Faltung des Streifens bedingte unscharfe Bild des Casparyschen Punktes, welches meist einen rötlichen Schimmer besitzt. Letzterer rührt aber in der Hauptsache nicht von einer wirklichen Färbung des Streifens her, sondern entsteht durch feine Sudankryställchen, welche sich im Verlauf des Färbungsverfahrens in den feinen Wellenfalten des Casparyschen Streifens niederschlagen. An Schnitten von Zea Mais, welche ganz kurze Zeit mit Eau de Javelle vorbehandelt und dann mit Sudanglycerin erwärmt worden waren, sah ich viele intensiv rot gefärbte Kügelchen von verschiedener Grösse dem Casparyschen Streifen anhaften. Diese Kügelchen konnten nicht als ausgeschmolzene Korkstoffe angesehen werden, weil bei Kontrollversuchen durch Erwärmen von Schnitten in Glycerin ähnliche Erscheinungen nicht wahrgenommen werden konnten. Pfitzer (1868) gibt übrigens an, dass am Casparyschen Streifen der Endodermscheide von Equisetum schwarze Kügelchen anhaften. Wie die übrigen Reaktionen wurden die Sudanfärbungen gewöhnlich an Spiritusmaterial ausgeführt. Dabei war die Möglichkeit gegeben, dass Material zur Verwendung kam, aus welchem der zur Konservierung benutzte Spiritus event. vorhandene Korkstoffe des Casparyschen Streifens herausgelöst hatte. Um diese Möglichkeit auszuschliessen, wurde bei Zea Mais die Sudanfärbung des Streifens auch an Schnitten von lebendem Material vorgenommen; die dabei auftretende Färbung des Streifens zeigte sich nicht von der an Spiritusmaterial erhaltenen verschieden.

Eau de Javelle verändert bei kurzer Einwirkung die Eigenschaften des Casparyschen Streifens nicht merkbar. Bei längerer Maceration in Eau de Javelle wird der Streifen farblos, bleibt dabei relativ stark lichtbrechend und in seiner Masse einheitlich, wird aber chemisch verändert. Der Streifen färbt sich nach ein- oder mehrstündiger Maceration weder mit Sudanglycerin, noch mit Phloroglucin-Salzsäure, mitunter z. B. bei Zea Mais, auch nicht mehr mit Chlorzinkjod. In anderen Fällen färben sich die lange mit Eau de Javelle behandelten Streifen mit Chlorzinkjod schwach hellblau. In Chlorcalciumjodlösung nimmt der Casparysche Streifen bei Haemanthus Lindeni nach fünfstündiger Maceration mit Eau de Javelle eine rosaviolette Farbe an, während die übrigen Wandteile der Zelle mehr grau mit einem schwach blauen Anflug gefärbt werden; nach 12-stündiger Einwirkung der Chlorcalciumjodlösung zeigt sich die Färbung des Casparyschen Streifens nicht wesentlich verändert, die der übrigen Zellmembran dagegen in dunkelblau umgeschlagen. Brillantblau, oder auch Naphtylenblau, in wässeriger Lösung färbt die länger macerierten Streifen nicht (Taf. IV, Fig. 78); das gleiche gilt von Kongorot, welches die übrigen Wandteile der Zelle deutlich rötet. In Schwefelsäure löst sich der durch längere Einwirkung von Eau de Javelle veränderte Casparysche Streifen völlig auf; zur Lösung genügt unter Umständen eine verdünnte Schwefelsäure, welche Celluloselamellen nur stark quillt, ohne sie zu lösen. Überträgt man z. B. Wurzelquerschnitte von Haemanthus Lindeni, welche 12 Stunden in Eau de Javelle gelegen haben, nach Auswaschen in Wasser in eine verdünnte Schwefelsäure 1+1, so erfolgt hier sofort Lösung der Endodermis-Radialwände an der Stelle des Casparyschen Streifens, während an anderen Punkten der Zelle die Membranen nur sehr stark quellen. Deutlicher tritt dies erst hervor, wenn man die Schwefelsäure vom Objekt absaugt und dieses nach Abwaschen mit Wasser mit gesättigter wässeriger Naphtylenblaulösung fünf Minuten zusammenbringt. Es erscheinen dann an den Tangentialwänden der Endodermiszellen die etwas gequollenen Mittellamellen tiefblau, die sehr stark gequollenen Celluloselamellen nur sehr schwach gefärbt; beide Lamellen scheinen an den beiderseitigen Flanken der Radialwände in eine einzige Lamelle zusammenzulaufen. Vom Casparyschen Streifen ist an solchen Präparaten nichts zu entdecken (Taf. V, Fig. 92). Wirkt bei Haemanthus Lindeni Eau de Javelle länger als 24 Stunden auf den Casparyschen Streifen ein, so wird der letztere nach und nach ohne Mitwirkung anderer Reagentien gelöst.

Gegen Schulzes Gemisch verhält sich der Casparysche Streifen ähnlich wie gegen Eau de Javelle.

Die Manganatreaktion auf verholzte Membranen (Mäule, 1901, S. 6) scheint der Casparysche Streifen nicht zu geben. Ich habe diese Reaktion, welche erst nach Abschluss meiner Untersuchungen bekannt wurde, allerdings nur bei drei Pflanzen, nämlich bei Agapanthus praecox, Haemanthus Lindeni und Helleborus niger, anstellen können.[1]) Bei Helleborus niger erhielten bei dem Reaktionsverfahren die Tracheenwandungen eine schön rote Färbung, während bei den anderen beiden Pflanzen kein Element der Wurzel rot gefärbt erschien. Bei allen drei genannten Pflanzen wird der Casparysche Srreifen durch das Kaliumpermanganat stark gebräunt, er erleidet aber im

[1]) Die Manganatreaktion habe ich nach der Anweisung von Mäule (1901, S. 7) in der Weise ausgeführt, dass die Schnitte nach fünf Minuten langem Verweilen in einer Kaliumpermanganatlösung (1 : 100) mit Wasser ausgewaschen und dann mit verdünnter Salzsäure (von 12,5 % HCl) bis zum Verschwinden der bräunlichen Färbung der Tracheenwände behandelt wurden. Nach erneutem Auswaschen wurden schliesslich die Präparate einer Ammoniakatmosphäre ausgesetzt, indem die Objektträger mit den nach unten gekehrten Schnitten auf den offenen Hals einer 30-proc. Ammoniak enthaltenden Flasche gelegt wurden.

Verlaufe der Reaktion keine Quellung wie dies bei den Membranen der Parenchymzellen der Fall ist. Aus diesen Versuchen geht hervor,

1. dass der Casparysche Streifen teilweise durch Veränderung der ursprünglichen Lamellensubstanz der Embryonalzellen entsteht,

2. dass im ausgebildeten Primärzustand der Endodermzelle der Streifen aus anderen Substanzen besteht, als die übrige Radialwand, und zwar aus Substanzen, welche in ihrer Gesamtheit in Schwefelsäure unlöslich sind, aber durch Behandlung mit Eau de Javelle schwefelsäurelöslich werden und zwar leichter löslich als die übrige Membransubstanz der Radialwand,

3. dass der Streifen Reaktionen gibt, die man gewöhnlich als Holzreaktionen bezeichnet, dass dagegen eine Kutisierung des Streifens mit Sicherheit nicht nachzuweisen ist.

Man könnte also sagen, dass der Casparysche Streifen aus einer von der Substanz der übrigen Radialwand verschiedenen Grundsubstanz bestehe, in welche Stoffe eingelagert sind, welche die Substanz in Schwefelsäure unlöslich machen; welcher Art diese Stoffe sind, ist bei ihrer geringen Reaktionsfähigkeit nicht zu sagen, doch ist sicher, dass grössere Mengen von kutisierenden Substanzen nicht darunter sind.

Der Spitzenabstand der Zone, in welcher der Casparysche Streifen angelegt wird, beträgt nach meinen Beobachtungen bei jungen Wurzeln von Ananassa macrodontes 0,5, Hedychium Gardnerianum 0,5, Agapanthus praecox 0,5—1, Canna indica 0,5—1, Clivia nobilis 0,5—1, Crinum amabile 0,5—1, Iris germanica 1—1,5, Lycoris radiata 1,5, Aspidistra elastior 1—2, Caladium hybridum 1—2, Acorus Calamus 1—2, Musa Ensete 2 cm, bei etwa 60 cm langen Wurzeln von Hydrocharis Morsus Ranae 2,5—3 cm. Strasburger (1891, S. 409) gibt an, dass der Casparysche Streifen bei Wurzeln von Monstera deliciosa in einer Region von 0,8 cm Spitzenabstand entsteht. Russow (1872, S. 186), de Vries (1886, S. 61) und Strasburger (1891, S. 409) haben darauf hingewiesen, dass der Casparysche Streifen gleichzeitig mit den Erstlingstracheen der Leitbündel hergestellt wird. Neben diesem Zusammentreffen, welches ich ebenfalls beobachtete, erscheint mir für die Deutung der Funktion des Casparyschen Streifens beachtenswert, dass in der Entstehungszone des letzteren die Elemente der Siebteile ja fertig entwickelt sind und dass die Streifen nur da fehlen, wo die Zuleitung zum Meristem ungehindert vor sich gehen muss.

Mit zunehmendem Alter der Primärendodermzellen erfährt deren Membranbeschaffenheit zuweilen Änderungen. Hierher ist schon zu rechnen, dass sich bei Hedychium Gardnerianum die Radialwände, welche von Chlorzinkjod im jüngsten Stadium der Primärzelle nur in einer mittleren Zone — dem Casparyschen Streifen — gefärbt werden, schon an Zellen von relativ geringem Spitzenabstand so verändern, dass sie in Chlorzinkjod in ihrer ganzen Breite mit Einschluss der innen- und der aussenseitigen Zwickel gebräunt werden. Bei Iris germanica treten kurz nach der Ausbildung des Casparyschen Streifens ähnliche, schon von van Wisselingh (1884, S. 21) für die Endodermis von Iris Güldenstaedtiana beschriebene Erscheinungen ein. Die Radialwände der Primärendodermzellen von Iris germanica bilden mit einander kleine, an Intercellularen grenzende Zwickel, welche sich vor dem Auftreten des Casparyschen Streifens in ihrer mittleren Masse mit Chlorzinkjod nicht färben. Nach der Entstehung des Casparyschen Streifens werden diese Zwickel von Chlorzinkjod in der Mittelpartie braun, in einer feinen Randzone blau gefärbt (Taf. V, Fig. 101 zw.). Am deutlichsten ist diese Erscheinung an den Zwickeln der Aussenwand zu sehen.

Öfters verholzen bei zunehmendem Alter der Primärendodermzellen die äusseren Tangentialwände und die Radialwände in ihrer ganzen Breite, während die Innenwände sich nicht verändern.

(Arum italicum, Clivia nobilis, Pancratium caribaeum, Trapa natans, Durchlasszellen von Aspidistra und Iris). In anderen Fällen verdicken die Primärendodermzellen im Alter etwas die Tangentialwände durch Verstärkung der schon Seite 89 genannten getüpfelten Celluloseschicht, ohne dass dabei an der Wand chemische Veränderungen bemerkbar werden (Helleborus niger, [Taf. V, Fig. 106], Adonis vernalis). Die Protoplasten der Primärendodermzellen sind bekanntlich dadurch charakterisiert, dass sie bei Plasmolyse an dem Casparyschen Streifen haften bleiben; van Wisselingh (1884, S. 21) hat gezeigt, dass sie bei Iris Güldenstaedtiana von einer gewissen Zeit ab auch an den Zwickeln der Aussenwand festsitzen. Wie erwähnt, gelang es de Vries (1886, S. 789 u. S. 66) in dem Protoplasten Cytoplasmaströmungen von im wesentlichen bestimmter Richtung nachzuweisen. Reservestoffe und Sekrete sind in den Zellen im allgemeinen selten. In ganz jungen, unmittelbar am Vegetationskegel liegenden Zellen von Agapanthus praecox und Clivia nobilis fand ich Einschlüsse von kleinkörniger Stärke, die aber in wenig älteren Zellen nicht mehr vorhanden war. Stärkeeinschlüsse finden sich ferner in den Endodermis-Zellen von Helleborus niger. Nach A. Meyer (1891, S. 268) besitzen die Primärendodermzellen von Jateorrhiza Calumba Miers Einschlüsse von Raphiden.

Die Fähigkeit der Endodermiszellen, sich noch relativ spät durch Teilwände zu kammern, ist bekannt. (Siehe A. Meyer, 1881[III], S. 257 u. 1883, S. 564). Hier sollen nur die Teilungszustände der Primärendodermzellen besprochen werden. Die neuen Wände werden in horizontaler, tangentialer und radialer Richtung angelegt. Strasburger (1891, S. 410) beobachtete z. B., dass in der Endodermis von Monstera deliciosa noch oberhalb des Meristemkegels bis in eine Zone von 3 cm Spitzenabstand Querteilungen der Primärendodermzellen vorkommen. Die neuen Wände erhalten hier sofort den Casparyschen Streifen, welcher sich an den Streifen der Mutterzelle ansetzt. Am häufigsten sind die Zellteilungen der Endodermis bekanntlich bei den Dicotyledonen, wo der Kammerung eine durch das Dickenwachstum verursachte Dehnung der Zelle vorhergeht. Tangentialgerichtete Teilwände finden sich nach meinen Beobachtungen nur gelegentlich in der einen oder anderen Zelle gedehnter Endodermen, z. B. bei Helleborus niger (Taf. V, Fig. 106 tw.). Derartige Wände erhalten den Casparyschen Streifen nicht, auch wird derselbe in der durch die Teilung entstandenen äusseren Zelle an keiner anderen Stelle erzeugt. Eine Teilung durch Tangentialwände findet bei einzelnen untersuchten Compositenwurzeln in den vor den Siebteilen liegenden Endodermiszellen regelmässig statt, wie van Tieghem (1871, S. 243) für Tagetes erecta und später Janczewsky (1874, S. 181) für Helianthus annuus beschrieben haben. Diese Teilungsvorgänge gehören allerdings eigentlich nicht hierher, da sie nach meinen Beobachtungen an Helianthus annuus schon in einer Zone von sehr geringem Spitzenabstand zustande kommen. Bei Helianthus entstehen in der sich teilenden Zelle eine, manchmal auch zwei neue Tangentialwände; nur die innerste der hierbei gebildeten Teilzellen erhält Casparysche Streifen. Zwischen den Teilzellen werden bekanntlich Intercellularen angelegt, die als Sekretbehälter dienen (Taf. V, Fig. 94). Am häufigsten erfolgt die Teilung der Primärendodermzellen durch Radialwände, welche sich unmittelbar an die Innenlamelle der Tangentialwände ansetzen, und wie die Radialwände der Mutterzellen einmal durch sehr geringe Dicke und zweitens durch einen Casparyschen Streifen charakterisiert sind. Der letztere erscheint sofort nach der Anlage der Wand und grenzt, wie schon S. 90 gesagt wurde, wenigstens bei Helleborus (Taf. V, Fig. 106 cp.) unmittelbar an die Innenwand. (Vergl. auch van Wisselingh, 1884, S. 18.) Die durch radiale Wände entstehenden Teilzellen können sich nachträglich noch zu Sekundärendodermzellen weiterentwickeln, z. B. bei Helleborus niger (Taf. V, Fig. 107), Adonis vernalis u. a.

2. Der Bau der Sekundärendodermzellen und der Tertiärendodermzellen.

Es ist wahrscheinlich, dass die ursprüngliche Form der Endodermis-Zellen nur die der Primärendodermzellen war und dass erst in einem entwicklungsgeschichtlich jüngeren Stadium diese Zellen mit der Anlage einer Suberinlamelle und vielleicht noch später mit der Ausbildung der mechanisch wirksamen Verdickungslamellen begonnen haben. Darauf hin deutet u. a. die Erscheinung, dass die Endodermen alter Pflanzenformen, z. B. die der Equisetaceen und anderer Pteridophyten, wie es scheint, nur durch Primärendodermzellen oder durch relativ dünnwandige Sekundärendodermzellen charakterisiert sind. (Vergl. hierzu Pfitzer, 1868, S. 326 und Russow 1872, S. 169). Ferner könnte für die obige Ansicht sprechen, dass auch in der ontogenetischen Entwicklung der Endodermiszelle der Phanerogamen ohne Ausnahme zunächst der Primärzustand der Zelle zur Ausbildung gelangt, und erst später event. der Sekundärzustand und dann der Tertiärzustand. Der Übergang vom Primärstadium der Endodermiszelle in das Sekundärstadium erfolgt in der Weise, dass die Primärendodermzellen unmittelbar auf die vorhandenen Wandschichten, welche dabei öfters in ihrer chemischen Natur verändert werden, zunächst eine dünne Suberinlamelle und dann auf diese meist noch eine relativ zarte Celluloselamelle auflagern. Die Wandschichten, auf welche die Suberinlamelle aufgelagert wird, sind — wie aus dem S. 89 Gesagten hervorgeht — an den radialen Seiten der Zelle nach meinen Beobachtungen immer einheitlich, während sie an den tangentialen Wänden öfters aus zwei Lamellen bestehen. Wir wollen die unter der Suberinlamelle liegende, einheitliche primäre Wandschicht der Radialwände und die mit ihr nach Alter und Struktur übereinstimmende Wandschicht der Tangentialwände als Mittellamelle bezeichnen. Die an den Tangentialwänden zuweilen vorhandene innere Lamelle der primären Wandschichten, welche zwischen die Mittellamelle und die Suberinlamelle zu liegen kommt, können wir primäre Zwischenlamelle nennen.

Die Mittellamelle der Sekundärendodermzellen kann noch den Casparyschen Streifen in seiner ursprünglichen Form enthalten, wie dies zuerst von van Wisselingh (1884, S. 11) für die Endodermiszellen von Funkia ovata, Smilax spec., Convallaria majalis, Tradescantia virginica, Iris Güldenstaedtiana gezeigt wurde und ich selbst in manchen Fällen beobachtet habe. Der Caspary'sche Streifen lässt sich z. B. an den quergeschnittenen Sekundärendodermzellen von Ricinus communis und Ranunculus Ficaria ohne weiteres sehen, ebenso bei Helleborus niger (Taf. V, Fig. 107 cp.) an den radialen Trennungswänden derjenigen Sekundärendodermzellen, die sich aus benachbarten Teilzellen einer älteren Primärendodermzelle entwickelt haben. Die primäre Zwischenlamelle, welche aus den Seite 89 beschriebenen unveränderten oder stofflich veränderten Innenlamellen der Primärzellwand besteht, ist an den Zellen, welche nur sehr kurze Zeit im Primärzustand geblieben sind, immer sehr zart. Dagegen erreicht sie an den spät in den Sekundärzustand übergehenden Zellen oft beträchtliche Dicke. Die im Primärstadium der Zelle erhaltene Tüpfelung lässt sie öfters ohne weiteres, in einzelnen Fällen, z. B. bei Iris germanica erst nach vorausgegangener Quellung erkennen.

Die Suberinlamelle wird simultan auf allen Punkten der Innenfläche der vorhandenen Wandschichten, also gleichzeitig auf dem Casparyschen Streifen und der ganzen übrigen Wand der Zelle angelegt. Die übliche Meinung, wonach zunächst nur an dem Casparyschen Streifen schmale Suberinlamellen entstehen, die sich von hier aus seitlich ausbreiten, ist unberechtigt. Ich habe nie Entwicklungszustände von Suberinlamellen gesehen, die für eine solche Auffassung sprechen könnten. In die event. vorhandenen Tüpfel der primären Zwischenlamelle biegt die Suberinlamelle ein und ist an den Wandungen der Tüpfelkanäle ebenso dick, wie an der ungetüpfelten Wandfläche. Dieselbe

Beobachtung hat van Wisselingh (1884, Fig. 15 u. 16) gemacht. Ich habe nie gesehen, dass die Tüpfel der primären Zwischenlamelle von Seiten der Suberinlamelle eine massive Ausfüllung erfahren. Auf die Suberinlamelle lagert die Sekundärendodermzelle noch eine relativ dünne Celluloselamelle auf; diese letztere zeigt an den Tüpfelstellen der primären Zwischenlamelle meist ebenfalls Poren. Die letzeren treten gewöhnlich nur auf den Tangentialwänden auf, z. B. bei Helleborus niger. In sehr seltenen Fällen scheint die Celluloselamelle zu fehlen; ich konnte sie nur an den Sekundärendodermzellen von Drosophyllum lusitanicum nicht nachweisen. Die genannten Lamellen sind zuweilen sämtlich ohne weiteres an der Wand der Sekundärendodermzellen zu unterscheiden, z. B. bei solchen Sekundärendodermzellen von Helleborus niger, die erst relativ spät in den Sekundärzustand übergegangen sind. Häufiger sind bei direkter Beobachtung an der Zellwand einer Sekundärendodermzelle nur zwei Lamellen zu erkennen, nämlich eine mittlere stark lichtbrechende Lamelle, die sog. „verkorkte mittlere Lamelle", welche aus der Mittellamelle und der Suberinlamelle und event. der zwischen diesen beiden liegenden primären Zwischenlamelle besteht, und ausserdem eine innere Lamelle, welche der Celluloselamelle entspricht (Taf. V, Fig. 87). Manchmal ist diese letztere so dünn, dass sie erst bei Anwendung von Reagentien sichtbar wird und in diesem Falle erscheint dann die Wand der Zelle optisch ganz einheitlich. Wie schon erwähnt, kann der Sekundärzustand der Endodermzellen als Dauerform auftreten; es geschieht dies namentlich bei Dicotyledonen, z. B. bei Galeopsis ochroleuca, Ricinus communis, Drosophyllum lusitanicum, Geranium rotundifolium, Cannabis sativa, kommt aber auch bei Monocotylen vor, z. B. bei Caladium hybridum, Calla palustris, Hydrosme Rivieri. Da alle Lamellen der Wand der Sekundärendodermzelle zart sind, so ist auch die Dicke ihrer ganzen Wand stets gering. Ich fand z. B. die Membran der Sekundärendodermzellen von Cannabis sativa 0,5 μ, Ricinus communis 0,6 μ, Caladium hybridum 2 μ, Calla palustris 1,5—2,5 μ dick.

Die Endodermis-Zellen, welche den Tertiärzustand ausbilden, behalten den reinen Sekundärzustand nur ganz vorübergehend, indem sie unmittelbar, nachdem der letztere entstanden, mit der Anlage der Tertiärschichten beginnen. Diese letzteren entstehen allmählich durch Apposition, wie van Wisselinghs (1885, S. 15) sorgfältige Beobachtungen gezeigt haben, auf welche ich hier verweise. Von den Wandschichten des Sekundärzustandes erleiden die Mittellamelle, die primäre Zwischenlamelle und die Celluloselamelle während der Entstehung der Tertiärschichten gewöhnlich chemische Veränderungen, wie sie in manchen Fällen schon beim Übergang der Endodermis-Zelle in den Sekundärzustand an den primären Wandschichten auftreten. Trotz dieser später zu besprechenden Änderungen ist der Casparysche Streifen in einzelnen Fällen auch an der Mittellamelle der Tertiärendodermzellen noch nachzuweisen, wie van Wisselinghs (1885, S. 14) Beobachtungen gelehrt haben. Gleiche Veränderungen erfährt namentlich auch die im Sekundärstadium angelegte Celluloselamelle. Van Wisselingh (1886, S. 7) hat derartige chemisch veränderte Celluloselamellen der Tertiärendodermzellen als „Zwischenlamelle" bezeichnet; wir können sie „sekundäre Zwischenlamelle" nennen. Die an der Wand einer Tertiärzelle im vollkommensten Falle vorhandenen Lamellen sind also nach unserer Nomenklatur die folgenden: 1. die Mittellamelle, 2. die primäre Zwischenlamelle, 3. die Suberinlamelle, 4. die sekundäre Zwischenlamelle, 5. die Verdickungslamellen, d. h. die Tertiärschichten. Diese verschiedenen Lamellen sind selbstverständlich erst nach Gebrauch von Reagentien, nach Anwendung von Schulzes Gemisch, oder längerer Maceration mit Eau de Javelle einzeln sichtbar zu machen. Ohne Anwendung chemischer Hilfsmittel lässt sich an der Wand der Zellen meist nur eine Differenzierung in die „verkorkte mittlere Lamelle" und die Tertiär-

schichten feststellen (Taf. V, Fig. 82, 84, 102 vm. u. ts.). Die Tertiärschichten können bekanntlich gleichmässig stark auf allen Seiten der Zelle angelegt werden, z. B. bei Potamogeton, Alisma Plantago, Anthurium Andraeanum, überhaupt bei den Zellen aller Endodermen, welche Russow (1872, S. 168 und 1875, S. 72) zu den Steifungs-Scheiden oder *O*-Scheiden rechnete. (Man vergleiche betreffs dieser und der nachstehenden Verdickungsformen auch die Zusammenstellung der letzteren bei Schwendener, 1882.) Zweitens kommt es vor, dass die Tertiärschichten auf allen Wänden erscheinen, dass sie jedoch auf den radialen Wänden bedeutend dicker angelegt werden als an den tangentialen Wänden (Aspidistra, Funkia Sieboldiana, nach van Wisselingh (1884, S. 29) auch Funkia ovata). Bei Aspidistra sind die Tertiärschichten in den jüngeren Stadien ihrer Entwicklung an den Aussenseiten der Radialwände und dem angrenzenden Teil der Aussenwand am kräftigsten; an den endgültig entwickelten Tertiärzellen sind sie gleichmässig dick auf der ganzen Fläche der Radialwände. Rein aussenseitige Verdickung der Tertiärendodermzellen scheint nie vorzukommen.

Die Tertiärschichten sind bekanntlich stets mehr oder minder deutlich geschichtet (vergl. van Wisselingh, 1885, S. 15) und besitzen sehr oft Tüpfel, die bis zur Suberinlamelle reichen, sich meist als die Fortsetzungen der Tüpfel der Primärzellwand darstellen und rundlichen oder elliptischen, quer zur Längsachse der Wand gestellten Eingang besitzen (Taf. V, Fig. 82, 84, 90, 102, auch van Wisselingh, 1884, S. 14, Fig. 15 u. 16). Zuweilen sind die Tüpfelkanäle der Tertiärschicht verzweigt (Ananassa macrodontes, Taf. V, Fig. 82, Arundinaria japonica). Bei den innenseitig verdickten Tertiärendodermzellen sind häufig die Tüpfel nur in den Tertiärschichten der inneren Tangentialwand zu sehen (Canna indica, Saccharum officinarum, auch Taf. V, Fig. 103), während sie an den Radialwänden und auch an der nicht verdickten Aussenwand, welch letztere nicht selten an Tüpfel der benachbarten Parenchymzellen anstösst, dann zu fehlen scheinen. In anderen Fällen lassen die innenseitig verdickten Tertiärendodermzellen viele Tüpfel an den Tertiärschichten der tangentialen Innenwand, vereinzelte an den Radialwänden erkennen (Zea Mais, Phragmites). Die Tertiärschichten der Querwände sind deutlich getüpfelt bei Phragmites communis. Bei den allseitig gleichmässig verdickten Tertiärendodermzellen können die Tertiärschichten auf allen Seiten der Zelle getüpfelt sein, bei Funkia finden sich Tüpfel nur an den Tertiärschichten der beiden Tangentialwände. Im allgemeinen lässt sich sagen, dass bei den Tertiärendodermzellen die Tangentialwände in der Tüpfelung gegenüber den Radialwänden bevorzugt zu sein scheinen. In manchen Fällen fehlen den Tertiärschichten die Tüpfel völlig, wie Caspary (1886, S. 110) und später Schwendener (1882, S. 111) für Charlwoodia, Cordyline reflexa, C. fruticosa, C. fragrans, C. marginata, Dasylirion, Sarcanthus, Convallaria nachgewiesen haben.

Wir können nun dazu übergehen, die Struktur und die chemische Beschaffenheit der an der Wand der Sekundärendodermzelle und der Tertiärendodermzelle vorkommenden Lamellen zu besprechen. Ganz allgemein lässt sich dabei bemerken, dass die einzelnen Lamellen durch die übliche Macerationsmethode mit Eau de Javelle und Zusatz von Kalilauge oder durch den Gebrauch von Schulzes Gemisch sichtbar zu machen sind.

Wir wollen zunächst den Casparyschen Streifen der Sekundär- und der Tertiärendodermzellen berücksichtigen. Der Nachweis desselben gelingt am einfachsten dort, wo die Mittellamelle ihre chemische Beschaffenheit beim Übergang der Zelle in den Sekundär- oder Tertiärzustand nicht verändert, d. h. also, bei den Sekundär- und den Tertiärendodermzellen mit nicht verholzter Mittellamelle, wie z. B. an den Sekundärendodermzellen von Ricinus und Helleborus. Es ist anzunehmen, dass der Casparysche Streifen im Sekundär- und Tertiärzustand der Zellen mit Stoffen imprägniert wird,

welche in Chromsäure unlöslich sind. Ich glaube dies daraus entnehmen zu können, dass die Suberinschläuche benachbarter Zellen durch konz. Chromsäurelösung nicht getrennt werden, sondern mindestens am Casparyschen Streifen zusammen haften bleiben, so z. B. bei den Sekundärendodermzellen von Ricinus communis, Tropaeolum majus, bei den Tertiärendodermzellen von Hedychium Gardneranium, Arundinaria japonica u. a. An den Sekundär- und den Tertiärendodermzellen mit verholzter oder kutisierter Mittellamelle ist der Nachweis des Streifens schwieriger, weil derselbe hier in seinem ganzen chemischen und physikalischen Verhalten nicht mehr so stark von den benachbarten Partien der Mittellamelle abweicht und weil hier zur Isolierung der Mittellamellen eine längere Einwirkung von oxydierenden Reagentien (Eau de Javelle, Schulzes Gemisch) notwendig ist, wobei die Casparyschen Streifen und die benachbarten Partien der Mittellamelle stark in ihren Reaktionen verändert werden. Auch van Wisselingh (1884, S. 12 u. 32) konnte an den Tertiärendodermzellen von Luzula silvatica den Casparyschen Streifen nicht mehr sichtbar machen.

Die Mittellamellen besitzen zuweilen die chemische Natur, welche sie im Primärzustand der Zellen hatten; sie gleichen dann in chemischer Beziehung den Mittellamellen der Parenchymzellen und bestehen also mit Ausnahme des Casparyschen Streifens aus Kohlehydraten, unter denen Cellulose wahrscheinlich nicht vorherrschend ist. (Helleborus niger, Ricinus communis, Aconitum Napellus.) In anderen Fällen sind die Mittellamellen der Radialwände verholzt, während die der Tangentialwände die chemische Beschaffenheit gewöhnlicher Mittellamellen besitzen. Die Verholzung gibt sich durch Unlöslichkeit der Mittellamellen in Schwefelsäure und Rotfärbung der Lamellen bei Einwirkung von Phloroglucin-Salzsäure zu erkennen (Sekundärendodermzellen von Adonis vernalis, Tertiärendodermzellen von Funkia Sieboldiana und F. ovata [van Wisselingh, 1884, S. 28]). Am häufigsten sind die Mittellamellen aller Wände — rings um die Zelle — verholzt (Sekundärendodermzellen von Caladium hybridum, Calla palustris, Tertiärendodermzellen von Hedychium Gardnerianum [1]), Canna indica, Asparagus Sprengeri). Neben der Verholzung scheint an den Mittellamellen der Radialwände von Sekundär- und Tertiärendodermzellen oft auch eine Kutisierung einzutreten, die sich ursprünglich wahrscheinlich vom Casparyschen Streifen aus über die Lamelle ausgebreitet hat. Die Kutisierung lässt sich aus der Unlöslichkeit der Lamellen in Chromsäure und dem dadurch bedingten Zusammenhaften der Suberinschläuche benachbarter Zellen in Chromsäurelösung entnehmen (Sekundärendodermzellen von Drosophyllum lusitanicum, Phaseolus multiflorus, Canna indica, Ananassa macrodontes, Phoenix dactylifera).

Die primären Zwischenlamellen der Tangentialwände sind verschiedener Natur. Es kommen folgende Arten von ihnen vor:

1. die primären Zwischenlamellen bestehen aus Cellulose und sind nicht selten relativ dick und mit Tüpfeln versehen (Sekundärendodermzellen von Agapanthus praecox, Vincetoxicum officinale, Helleborus niger, ferner nach Arthur Meyer [1881, S. 257] die Sekundärendodermzellen von Aconitum Napellus, nach van Wisselingh [1884, S. 10 u. 28] die Tertiärendodermzellen von Funkia ovata).

2. Die primären Zwischenlamellen sind verholzt (vielleicht auch kutisiert); diese mitunter getüpfelten Lamellen können im Primärstadium der Zelle oder kurz nach der Anlage der Suberinlamelle durch Schwefelsäure oder durch Behandlung mit Eau de Javelle und Kalilauge zur Quellung gebracht werden, später aber bilden sie mit der Mittellamelle eine in Schwefelsäure nicht quellbare Schicht, welche schwer sichtbar zu machen ist. Eine primäre Zwischenlamelle dieser Art besitzen die Tertiärendodermzellen von Iris germanica. Die Lamelle wird hier am leichtesten sichtbar an

[1]) Bei dieser Pflanze ist die Verholzung sehr schwach.

Zellen, welche eben in den Sekundärzustand eintreten, wenn man die betreffenden Präparate zwei Stunden mit Eau de Javelle maceriert und sie dann schwach mit Kalilauge erwärmt. Die primäre Zwischenlamelle erscheint dann als stark gequollene, hyaline getüpfelte Schicht, welche auf der einen Seite von der stärker lichtbrechenden Mittellamelle, auf der anderen Seite von der zerknitterten jungen Suberinlamelle begrenzt wird. Eine ungetüpfelte primäre Zwischenlamelle gleicher Art hat van Wisselingh (1884, S. 20 u. 31) bei Iris Güldenstaedtiana und Luzula silvatica nachgewiesen.

3. Die primären Zwischenlamellen bestehen aus Stoffen, welche in konz. Schwefelsäure stark quellen, aber keine deutliche Cellulosereaktion geben. Eine solche Lamelle findet sich an den Wänden der Tertiärendodermzellen von Hedychium Gardnerianum, bei welchen durch konz. Schwefelsäure infolge der Quellung der primären Zwischenlamelle die Suberinlamellen der Tangentialwände gleichmässig von der schwach verholzten Mittellamelle abgehoben werden. Eine primäre Zwischenlamelle ähnlicher Art scheint an den Aussenwänden der Sekundärendodermzellen von Tropaeolum majus vorzukommen.

Die Suberinlamelle der Sekundär- und der Tertiärendodermzellen ist stets sehr zart und in den meisten Fällen dünner als die Suberinlamelle der Interkutiszellen gleichnamiger Pflanzen. Mit der Membranschicht der Primärendodermzellen wird die Suberinlamelle gewöhnlich fest verkittet; besonders fest ist diese Verbindung an den radialen Seiten- und Querwänden der Zellen. An diesen Stellen bewahren die Suberinschläuche benachbarter Zellen, wie schon erwähnt wurde, selbst in Chromsäurelösung entweder in der ganzen Breite der Wand oder wenigstens am Casparyschen Streifen den seitlichen Zusammenhang. An den Tangentialwänden besteht dieser innige Kontakt zwischen der Suberinlamelle und der Wandschicht der Primärendodermzelle nicht immer. Wie erwähnt, genügt z. B. bei den Endodermen von Hedychium Gardnerianum und Tropaeolum majus schon die Einwirkung von konz. Schwefelsäure zur Trennung der Suberinlamelle von der Mittellamelle. In anderen Fällen bewirkt Chromsäure diese Trennung, meist durch Lösen der Primärschichten der Wand. Die weniger feste Verbindung zwischen Mittellamelle und Suberinlamelle geht noch aus anderen Beobachtungen hervor. Bei Ricinus communis hebt sich bei Teilungen tangential gedehnter älterer Zellen die Suberinlamelle an den beiden Ansatzstellen der neuen Radialwand faltig von der Mittellamelle der Tangentialwände ab. (Siehe Taf. V, Fig. 87.) Bei Aspidistra elatior wird die Suberinlamelle der tangentialen Wände durch Erhitzen der Präparate mit Sudanglycerin öfters in zerknitterter Form von der Mittellamelle etwas abgehoben. Die auffallendste Erscheinung aber sah ich an den Sekundärendodermzellen von Drosophyllum lusitanicum. Bei dieser Pflanze besteht zwischen der Mittellamelle und der Suberinlamelle der äusseren Tangentialwand überhaupt kein fester Zusammenhang, sondern die Suberinlamelle wird an dieser Seite der Zelle nur durch den Turgor gegen die Mittellamelle gepresst. Wird durch die Präparation der Turgor aufgehoben, so zieht sich die Suberinlamelle von der Mittellamelle zurück (Taf. V, Fig. 88 s.). Nur an Schnitten von Wurzeln, die sorgfälltig mit Flemmingscher Lösung fixiert sind, zeigen sich die beiden Lamellen eng zusammenliegend. In chemischer Beziehung gleicht die Suberinlamelle im allgemeinen denen der Kork- und der Interkutiszellen. Van Wisselingh (1884, S. 22) scheint seinerzeit angenommen zu haben, dass die primären Zwischenlamellen die Grundlage der Suberinlamellen bilden, d. h. also nach der hier gebrauchten Nomenklatur, dass die Suberinlamellen der Endodermiszellen wenigstens an deren Tangentialwänden „kutisierte Lamellen“ (siehe S. 10) sind. Van Wisselingh (1884, S. 22). hatte nämlich beobachtet, dass bei Iris Güldenstaedtiana und Luzula silvatica die an jüngeren Sekundärendodermzellen mit Hilfe von Jodlösung und Schwefelsäure leicht nachweisbare primäre

Zwischenlamelle an den Tertiärendodermzellen mit den eben genannten Reagentien nicht mehr nachzuweisen ist. Wesentlich auf Grund dieser Beobachtung glaubte er sich zu folgendem Schlusse berechtigt: „Hieruit meen ik te mogen afleiden, dat het eerst de binnenrand der primaire verdikking eene verkurking ondergaat, welk proces, van binnen naar buiten gaande, in de primaire verdikking zich voortzet.“ Ferner sagte van Wisselingh (1884, S. 21) wörtlich noch folgendes: „Deze (die Suberinlamelle) wordt door het binnenste gedeelte van den primairen wand gevormd; door de „mittellamelle“ wordt aan hare vorming geen deel genomen.“ Nachdem van Wisselingh (1888, S. 8) später selbst gezeigt hat, dass die Suberinlamellen der Korkzellen eine Cellolosegrundlage nicht besitzen, ist aber anzunehmen, dass er jetzt auch die Suberinlamellen der Endodermiszellen als nur aus Korkstoffen bestehend ansieht. Die Möglichkeit, dass die Suberinlamellen der Endodermis-Zellen in Wirklichkeit kutisierte Lamellen sind, ist zwar nicht von der Hand zu weisen, doch sprechen meines Erachtens direkte Beobachtungen nicht dafür. Wie wir gesehen haben, sind z. B. bei Iris germanica und anderen Pflanzen die primären Zwischenlamellen älterer Endodermiszellen oft stark verholzt. Diese Eigenschaft der Verholzung bedingt aber eine grössere Widerstandsfähigkeit der Lamellen gegen Schwefelsäure und sie zeigt, dass die oben genannte Methode van Wisselinghs zum Nachweis der primären Zwischenlamelle älterer Zellen nicht immer ausreichend sein kann. Nach meinen Beobachtungen geben die Suberinlamellen der Sekundär- und der Tertiärendodermzellen die für die Suberinlamellen der Korkzellen charakteristischen Reaktionen. Während aus der Darstellung v. Höhnels (1877) hervorgeht, dass bei der von ihm genauer untersuchten Endodermis von Hartwegía comosa sich Körnelung der Suberinlamelle mit Kalilauge erzielen lässt, wobei „geringe Quantitäten von körnigen Massen“ entstehen, verneint dies van Wisselingh (1884, S. 11) für die Zellen der von ihm untersuchten Endodermen. Ich habe nicht stets auf die fragliche Reaktion genauer geachtet, habe aber in einzelnen Fällen, z. B. bei Comarum palustre, Asparagus Sprengeri und Ananassa macrodontes nach succesiver Einwirkung von Eau de Javelle und Kalilauge die charakteristischen körnigen Reaktionsprodukte an Stelle der Suberinlamelle vorgefunden. Bei Comarum palustre waren dieselben weisslich-gelb und anscheinend in Wasser löslich. Dagegen liess sich bei Drosophyllum die Suberinlamelle durch Erhitzen mit Kalilauge zwar lösen, nicht aber körneln. Völlig löslich sind die Suberinlamellen älterer Endodermiszellen von Tropaeolum majus, wenn man sie in einem Gemisch von gleichen Teilen Eau de Javelle und Kalilauge kocht; dabei mag auch erwähnt werden, dass nach van Wisselingh (1884, S. 10) bei Luzula silvatica Schulzes Gemisch die gänzliche Lösung der Lamellen herbeiführt. In konz. Schwefelsäure und in Chromsäure sind die Suberinlamellen wie bei den Korkzellen unlöslich. Auffallend ist, dass an Endodermis-Querschnitten von Arundinaria japonica die starke in Chromsäure eintretende Wellung der „verkorkten mittleren Lamelle“ der Radialwände an einer Stelle nicht zu sehen ist (Taf. V, Fig. 90 o.). Bei Ananassa macrodontes zerreissen die Suberinlamellen in konz. Schwefelsäure an den tangentialen Seiten der Zelle mitunter, wahrscheinlich infolge sehr starker Quellung der Tertiärschichten.

Wie in den Suberinlamellen der Interkuten fand ich in denen der Endodermen mitunter schmelzbare Korkstoffe. Die letzteren scheinen bei den Endodermiszellen seltener zu sein und wo sie vorhanden sind, in geringerer Menge vorzukommen als bei den Interkutiszellen. Es ist möglich, dass letzteres auf die geringere Dicke der Suberinlamellen allein zurückgeführt werden muss, kann aber vielleicht mit auf einer besonderen chemischen Zusammensetzung der Suberinlamellen der Endodermiszellen beruhen. Geringe, aus der Schnittfläche der Membran ausgeschmolzene Mengen von Korkstoffen sah ich nach Erhitzen der Endodermen mit Sudanglycerin an den Sekundärendodermzellen

von Hedychium Gardnerianum, Aspidistra elatior, Comarum palustre und Galeopsis ochroleuca. Bei Ricinus communis und Drosophyllum lusitanicum konnte ich schmelzbare Korkstoffe in den Suberinlamellen der Endodermen trotz eingehender Prüfung nicht nachweisen. Die Endodermiszellen anderer als der genannten Pflanzen habe ich auf schmelzbare Korkstoffe nicht mehr eingehend untersuchen können.

Die Celluloselamelle ist im Sekundärzustand der Endodermiszellen gewöhnlich sehr dünn und auch bei den Zellen, welche den Tertiärzustand nie ausbilden, oft nur durch Anwendung von Eau de Javelle und Kalilauge sichtbar zu machen, z. B. bei den Sekundärendodermzellen von Tropaeolum majus; sie gibt im Sekundärzustand der Zelle zunächst alle Reaktionen der Cellulose, z. B. bei Helleborus niger. An den Tertiärendodermzellen ist die Celluloselamelle mitunter relativ stark verholzt und unterscheidet sich dadurch namentlich in der ersten Zeit des Tertiärzustandes der Zelle von den jungen Tertiärschichten; man kann sie dann als sekundäre Zwischenlamelle von den letzteren unterscheiden. Im allgemeinen erhält die Celluloselamelle im Tertiärzustand der Zelle den chemischen Charakter der Tertiärschichten.

Die Tertiärschichten der Zellwand besitzen in den ersten Stadien ihrer Entwicklung den Charakter von Celluloselamellen, während sie später chemische Veränderungen erleiden, die sich dadurch zu erkennen geben, dass die einzelnen Lamellen sich mit Chlorzinkjod nicht mehr blau, sondern braun färben und meist auch mit Phloroglucin-Salzsäure mehr oder minder starke Rotfärbung annehmen. (Phoenix, Phragmites, Arundinaria, Anthurium, Aspidistra.) Bei Canna indica färben sich die älteren Tertiärschichten zwar in Chlorzinkjod braun, bleiben aber in Phloroglucin-Salzsäure farblos. Fast ausnahmslos fand ich, dass auch ältere Tertiärschichten in konz. Schwefelsäure eine sehr starke Quellung erleiden, neben der eine Bräunung der Schichten mit einhergeht. (Zea, Phoenix, Hedychium, Ananassa macrodontes, Arundinaria japonica, Taf. V, Fig. 98.) In einzelnen Fällen lösen sich die älteren Tertiärschichten in konz. Schwefelsäure sogar vollständig nach vorausgegangener starker Quellung, z. B. bei Musa und Phragmites. Konz. Chromsäure löst die Tertiärschichten stets, oft erst nach Quellung der Schichten. Klinge (1879) hat zuerst gezeigt, dass bei einzelnen Gramineen die Tertiärschichten verkieseln. Nach meinen Beobachtungen erstreckt sich bei Saccharum officinarum die Verkieselung auf die jüngsten inneren Lamellen der Tertiärschichten. Das Kieselsäureskelett, welches nach dem Glühen der Endodermiszellen zurückbleibt, besitzt die schon von Klinge (l. c.) beschriebenen Kieselsäurebuckel und ausserdem rohrartige Ansätze, welche von den Kieselsäureeinlagerungen der Tüpfelwände der Tertiärschichten herrühren.

Die Protoplasten der Endodermis-Zellen enthalten im Sekundärzustand der Zelle, wie im Primärzustand, relativ selten Einschlüsse von Reservestoffen oder Sekreten. Stärke findet sich in den Sekundärendodermzellen von Helleborus niger und nach Caspary (1866, S. 107) in den Tertiärendodermzellen von Cladium mariscus und Carex arenaria.

Spätere Veränderungen der Sekundär- und der Tertiärendodermzellen. Die Sekundärendodermzellen können ebenso wie die Primärendodermzellen noch relativ spät in Teilungen eintreten. Es handelt sich dabei um Teilungen, welche eine durch die Cambiumtätigkeit der Wurzel gebotene Vergrösserung der Zellfläche ermöglichen. Die Teilzellen entstehen durch Bildung von neuen Seiten- und Querwänden. A. Meyer (1881 [m], S. 257 u. 1883, S. 564) hat gezeigt, dass auf diese Weise bis 20 Teilzellen aus einer Endodermiszelle hervorgehen können. Bei Ricinus communis beobachtete ich, dass die Suberinlamelle und die Celluloselamelle an der Ansatzstelle der neuen Teilwand sich bisweilen faltenförmig von der Primärschicht abhebt (Taf. V, Fig. 87). Von Interesse ist es, dass die Teilwände der Sekundärzellen, wie ich bei Comarum palustre,

Helleborus niger, Ricinus communis, Vincetoxicum (Taf. V, Fig. 93) feststellen konnte, den Casparyschen Streifen nicht erhalten. Auch scheinen mir die Teilwände der Sekundärzellen gewöhnlich nicht durch so geringe Dicke ausgezeichnet zu sein wie die der Primärzellen. An den Tertiärendodermzellen mancher Monokotylen kommt im Alter, ähnlich wie bei manchen sich kammernden Sklerenchymfasern eine Kammerung durch einzelne Querwände vor. Diese Art der Zellteilung, welche schon Caspary (1866, S. 110 u. Fig. 13 e.) für Charlwoodia rubra beschrieben hat, tritt bei den Tertiärendodermzellen von Ananassa macrodontes ziemlich regelmässig ein und mag hier von Wert für die mechanische Funktion der Zelle sein; sie ist nicht gleichwertig zu setzen der weiter oben beschriebenen Kammerung der Primär- und der Sekundärendodermzellen.

Interessant sind die Veränderungen, welche ich an den alten Tertiärendodermzellen von Saccharum officinarum beobachtete. Bei dieser Pflanze reissen die radialen Seiten- und Querwände der älteren, nur an der Innenwand verdickten Endodermiszellen unmittelbar über den Tertiärschichten durch, so dass die Rinde vom Zentralstrang getrennt wird. Die innere Tangentialwand der Tertiärendodermzelle bleibt mit den Tertiärschichten am Zentralstrang und bildet mit den selbst verholzten Pericambiumzellen eine Art Epidermis (Taf. V, Fig. 85, 89), wozu sie durch den Besitz der verholzten und verkieselten Tertiärschichten und der Suberinlamelle besonders geeignet erscheint. Vermutlich tritt dieser Prozess auch bei anderen Pflanzen auf, welche ähnliche, nur an der Innenwand verdickte Tertiärendodermzellen führen.

C. Die Endodermistypen.

Die Entwicklungsgeschichte der Endodermen ist durch Janczewski (1874) und andere genauer untersucht worden. Dabei hat sich herausgestellt, dass die Endodermis die zuletzt individualisierte Schicht des durch centripetale Teilungsfolge entstehenden inneren Rindenparenchyms ist.

Die Endodermen sind bekanntlich einschichtige, stets lückenlose Gewebe, die nirgends radiale Intercellularen aufweisen. de Vries (1886, S. 53) scheint anzunehmen, dass die Endodermen auch mit dem Pericambium lückenlos verbunden sind. Es mag daher darauf hingewiesen werden, dass die Endodermen an beiden Tangentialseiten an Intercellularen anstossen können. Die zwischen Endodermis und Pericambium entstehenden Intercellularen sind auf dem Querschnitt gewöhnlich dreiseitig und meist viel kleiner als die aussenseitigen Intercellularen; sie sind fast ausnahmslos schon in Wurzelzonen von geringem Spitzenabstand zu sehen, wie dies auch aus van Wisselinghs (1884, S. 19) Angaben hervorgeht. Ich fand Intercellularen an der Innenseite der Endodermis von Agapanthus praecox, Acorus Calamus, Caladium hybridum, Canna indica, Hedychium Gardnerianum, Helleborus niger, Hydrocharis Morsus Ranae, Hydrosme Rivieri, Pancratium caribaeum, Ricinus communis, Geranium rotundifolium, Vincetoxicum officinale und Zea Mais (Taf. V, Fig. 97, 106 i.).

In Bezug auf die Grösse der in den Endodermen vorkommenden Zellen lassen sich mehrere Endodermtypen aufstellen, welche dadurch zustande kommen, dass sich in einzelnen Fällen kürzere Endodermzellen ausbilden, die später als Durchlasszellen funktionieren, d. h. die im Primärzustand verharren. Diese Typen sind folgende:

1. Die Zellen der Endodermis sind alle annähernd gleich lang. Diese Form des Endodermis ist die bei weitem häufigste.

2. Die vor den Siebteilen liegenden Streifen der Endodermis bestehen aus gleich langen,

gestreckten Zellen, während die den Tracheenteilen opponierten Streifen zusammengesetzt sind aus langgestreckten und aus kürzeren Zellen, von denen die kürzeren gleichmässig unter die längeren verteilt sind. (Iris germanica [vergl. Schwendener, 1882, Taf. VII, Fig. 56], Asparagus officinalis Taf. V, Fig. 96).

3. Die vor den Siebteilen liegenden Streifen der Endodermis werden ausschliesslich von längeren, die vor den Tracheenteilen liegenden Zonen fast nur von etwas kürzeren Zellen gebildet. (Funkia ovata und Convallaria majalis nach van Wisselingh, 1884, S. 15, Renanthera coccinea nach Schwendener 1882) [1]).

Wichtiger als diese nur die Zellengrösse beachtende Einteilung der Endodermen ist deren Gruppierung auf Grund ihres Entwiklungsganges, d. h. unter Berücksichtigung der möglichen Entwicklungszustände der einzelnen Zellen der Endodermen und des Ortes und Zeitpunktes, welche für die Bildung der verschiedenen Zellstadien massgebend sind. Die Entwicklung der Endodermen nimmt im allgemeinen stets die gleiche Richtung; sie schreitet aber verschieden weit vor. Im weitgehendsten Falle erfolgt sie derart, dass an den Endodermen die nachstehenden, durch die Art ihrer Zellstadien charakterisierten Zonen zur Ausbildung gelangen, welche in der hier gebrauchten Reihenfolge an der Wurzel auftreten:

1. Eine Zone, welche nur aus Embryonal-Endodermiszellen besteht. Diese Zone ist meist nur 0,5—2 cm lang und liegt an der Spitze der Wurzel.

2. Eine Übergangszone, welche Embryonal-Endodermiszellen neben ganz jungen Primärendodermzellen enthält und welche immer verschwindend klein ist.

3. Eine Zone, welche nur aus Primärendodermzellen besteht; wir wollen sie Zone des Primärstadiums oder kürzer „Primärzone“ der Endodermis nennen.

4. Eine Zone, welche Primär- und Sekundär-Endodermzellen oder Primär-, Sekundär- und Tertiär-Endodermzellen enthält und welche wir als Zone des Intermediärstadiums oder kurz als „Intermediärzone“ der Endodermis bezeichnen können. Die in der Intermediärzone vorkommenden primären Endodermzellen sind mit ganz wenigen Ausnahmen nur auf die Partien der Endodermis beschränkt, welche den Tracheenteilen opponiert sind, und zwar bilden sie hier entweder keilförmige oder streifenförmige Zellkomplexe oder sie liegen seltener einzeln zwischen Tertiärendodermzellen. Diese in Gruppen oder einzeln angeordneten Primärendodermzellen der Intermediärzone entsprechen den sogen. „permeablen Durchgangsstellen“ Schwendeners (1882, S. 113). Die Sekundär- und die Tertiär-Endodermzellen der Intermediärzone finden sich bekanntlich in der Hauptsache nur in den Teilen der Endodermis, welche den Siebteilen gegenüber liegen; sie bilden vor den Siebteilen mehr oder minder breite Streifen, welche in der Längsrichtung von Primärendodermzellen gewöhnlich nicht unterbrochen werden. Ausserdem können die Sekundär- oder die Tertiär-Endodermzellen der Intermediärzone auch noch einzeln oder in Gruppen in den tracheenständigen Partien der Endodermis zwischen den Primärendodermzellen vorkommen.

5. Eine stets kurze Übergangszone, in welcher nur Sekundär- und Tertiär-Endodermzellen vorhanden sind.

6. Eine Zone, welche in den ältesten Teilen der Endodermis liegt und welche nur von Sekundär- oder nur von Tertiär-Endodermzellen gebildet wird. Wir wollen diese Zone als Zone

---

[1]) Bei Picea kommt noch eine vierte Art einer Endodermis vor. Diese besteht hier auf ihrer ganzen Fläche aus längeren und kürzeren Zellen, welche ziemlich regelmässig miteinander abwechseln.

des Sekundärstadiums oder des Tertiärstadiums der Endodermis oder kürzer als „Sekundärzone“ oder „Tertiärzone“ bezeichnen, je nachdem ob sie nur aus Sekundär- oder nur aus Tertiärendodermzellen besteht.

Die genannten Zonen kommen an den Endodermen vieler Pflanzen, z. B. bei Zea Mais, Arundinaria japonica, Iris sibirica alle zur Entwicklung und sind bei diesen Pflanzen zu einer bestimmten Zeit auch alle an einer einzelnen Wurzel aufzufinden, wie später noch eingehender gezeigt werden soll. Andere Pflanzen bringen von den angeführten Endodermiszonen nur einzelne zur Ausbildung, so z. B. die Zonen 1—3, oder die Zonen 1—4. Die Endodermen der einzelnen Pflanzen unterscheiden sich ferner durch verschiedene Länge und verschiedene Form einzelner Hauptzonen, nämlich der Primärzone, der Intermediärzone und der Sekundär- oder der Tertiärzone. Auf Grund dieser Unterschiede kann man folgende Endodermistypen aufstellen, bei deren Besprechung auf die Beschreibung der Embryonalzone und der sich anschliessenden kleinen Zwischenzone hier nicht geachtet werden soll.

Typus I. Die Endodermis bildet nur die Zone des Primärstadiums aus, welche fast ebenso lang ist wie die Endodermis selbst und in jedem Alter der letzteren unverändert erhalten bleibt. Die unter diesen Typus zu rechnenden Endodermen entsprechen den Primanscheiden Russows (1875, S. 74), bezw. den „dünnwandigen Scheiden“ Schwendeners (1882, S. 128—130); jedoch ist zu beachten, dass die genannten Autoren bei der Gruppierung der Endodermen in der Hauptsache nur auf die Dicke, weniger auf die chemische Beschaffenheit der Zellwände Wert gelegt haben, so dass also die Identität der „Primanscheiden“ bezw. der „dünnwandigen Scheiden“ mit den hierher zu rechnenden Endodermen nicht sicher ist. Es gehören z. B. von den bei Schwendener (1882, S. 129 u. f.) genannten Pflanzen mit dünnwandigen Scheiden nicht in die vorliegende Rubrik Calla palustris [1]) und Amorphophallus Rivieri. Nach meinen Beobachtungen besitzen Endodermen vom vorliegenden Typus folgende Pflanzen: Clivia nobilis, Crinum amabile, Crinum giganteum, Eucharis grandiflora, Vallota purpurea, Pancratium cariboeum, Haemanthus Lindeni, Lycoris radiata, Hydrocharis Morsus Ranae, Arum italicum, Acorus Calamus, Trapa natans, ferner nach Angabe von Strasburger (1891, S. 407) Monstera deliciosa.

Typus II. Die Endodermis bringt von den Hauptzonen die Primärzone und die Intermediärzone zur Ausbildung. Die Länge beider Zonen variiert nach dem Alterszustande der Wurzel. Im jüngsten Stadium der letzteren ist die Primärzone relativ lang, die Intermediärzone relativ kurz. Mit zunehmendem Alter der Wurzel wird nach und nach die Intermediärzone länger, während die Primärzone allmählich kürzer wird und öfters schliesslich ganz verschwindet. Endodermen vom vorliegenden Typus besitzen folgende Pflanzen: Agapanthus praecox, Asparagus Sprengeri, Aspidistra elatior, Caladium hybridum, Hedychium Gardnerianum, Iris germanica, Hydrosme Rivieri, Musa Ensete, ferner einzelne Dikotyledonen mit geringem Dickenwachstum, z. B. Vincetoxicum officinale, Helleborus niger, Myriophyllum.

Wir müssen auf die Beschreibung dieses Endodermentypus etwas näher eingehen. Die nachstehende Tabelle gibt das Längenverhältnis der beiden hier vorhandenen Hauptzonen wieder, welches ich bei den von mir untersuchten jüngeren Wurzeln vorfand. Alle Angaben der Tabelle beziehen sich auf ganze, von der Spitze bis zur Basis untersuchte Nebenwurzeln mit völlig gesunder Wurzelspitze.

---

[1]) Von Schwendener zitiert nach Olivier.

II. **Endodermen vom Typus II.**

	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Verzweigung der Wurzel
Aspidistra elatior	20—25	3	16—19	spärlich verzweigt
Asparagus Sprengeri	25	4	20	verzweigt
Musa Ensete	42	4	36	reichlich verzweigt
Iris germanica	25	6	18	unverzweigt
Calla palustris	20—25	6	13—17	sehr spärl. verzweigt
Caladium hybridum	20	6,5	12,5	reichlich verzweigt
Agapanthus praecox	24	7,5	16,5	spärlich verzweigt
Vincetoxicum officinale	21	10	10	spärlich verzweigt
Hedychium Gardnerianum	61	20	40	verzweigt
Hydrosme Rivieri	80	70	10	reichlich verzweigt

An älteren Wurzeln sind die Längenverhältnisse andere, als in obiger Tabelle angegeben ist. Beispielsweise ist bei den verzweigten, noch mit Vegetationspunkt versehenen Wurzeln von Iris germanica die Primärzone der Endodermis auf eine wenige Millimeter lange, unmittelbar an der Wurzelspitze liegende Region der Wurzel beschränkt und an den ältesten verzweigten Wurzeln von Iris, welche ihren Vegetationspunkt verloren haben, fehlt sie überhaupt. Ganz dieselben Beobachtungen kann man bei Aspidistra elatior, Asparagus Sprengeri u. a. machen. Dagegen besitzt bei Hydrosme Rivieri die Endodermis auch an sehr alten Wurzeln noch eine relativ lange Primärzone.

Von den bei dem vorliegenden Typus vorhandenen beiden Hauptzonen bedarf die Zone des Primärstadiums der Endodermis keiner weiteren Besprechung; dagegen müssen wir uns mit der Intermediärzone etwas näher befassen und wollen zunächst ihren Bau an jüngeren Wurzeln berücksichtigen.

Im jüngsten Teile der Intermediärzone liegen die Sekundärendodermzellen etwa über der Mitte der einzelnen Siebteile in Längsstreifen, welche nur ein bis zwei Zellen breit sind. Alle übrigen Teile der Endodermis bestehen in dieser Region aus Primärendodermzellen.

Diese letzteren gehen in den älteren Teilen der Intermediärzone nach und nach an Zahl zurück und bilden schliesslich nur schmale, anfänglich noch relativ lange, zuletzt oft sehr kurze tracheenständige Längsstreifen, welche als Durchgangsstellen wirken (Taf. V, Fig. 104). Zuweilen bleiben sogar nur einzeln liegende tracheenständige Primärendodermzellen in den älteren Partien der Intermediärzone als Durchgangsstellen zurück (Taf. V, Fig. 108). Die im jüngsten Teile der Intermediärzone nur eine oder zwei Zellen breiten Streifen von Sekundärendodermzellen verbreitern sich in den älteren Regionen der Zone nach und nach. Wenn Tertiärendodermzellen zur Ausbildung kommen, so findet man in gewisser Höhe der Intermediärzone die den Siebteilen angrenzenden Partien der Endodermis bestehend aus einem mittleren Längsstreifen von Tertiärendodermzellen und seitlichen Streifen von Sekundärendodermzellen. Die ältesten Zonen der Intermediärzone zeigen ausser Primärendodermzellen gewöhnlich nur Sekundär- oder nur Tertiärendodermzellen. Diese Verhältnisse mögen noch an einigen Beispielen im einzelnen erläutert werden. Tabelle III. zeigt für eine von mir untersuchte Wurzel von Iris germanica, wie sich das Zahlenverhältnis zwischen Primärendodermzellen und Sekundärendodermzellen in verschiedenen Querschnittsregionen der Intermediärzone gestaltet.

III. Intermediärzone der Endodermis von Iris germanica.

Unverzweigte Wurzel von 25 cm Länge.

Länge des Spitzenabstandes des Wurzelquerschnittes in cm	Zahl der Primär-Endodermzellen	Zahl der Sekundär- bezw. Tertiärendodermzellen	Gesamtzahl der Endodermzellen	Bemerkungen.
6	59	—	59	
8	42	18	60	der Querschnitt zeigt neben Primärendodermzellen nur dünnwandige Sekundärendodermzellen. Das Leitbündel besitzt 11 Tracheenteile
12	20	42	62	der Querschnitt enthält Primär-, Sekundär- und Tertiärendodermzellen. Die Tertiärschichten der letzteren geben Cellulosereaktion. Die Primärendodermzellen liegen zu je zweien vor den 13 Tracheenteilen des Querschnitts
16	11	67	78	die Primärendodermzellen liegen in der Einzahl vor den Tracheenteilen des Querschnittes, von welchen 14 vorhanden sind
24	10	74	84	der Querschnitt enthält ausser Primärendodermzellen nur Tertiärendodermzellen. Von den Tertiärschichten der letzteren geben nur die jüngsten Cellulosereaktion, während sich die älteren Lamellen mit Chlorzinkjod bräunen

Ähnlich wie bei Iris sind die Verhältnisse bei anderen Pflanzen, z. B. bei Calla palustris. Eine junge, 25 cm lange, unverzweigte Wurzel von Calla hatte eine Endodermis, deren Intermediärzone von einer Wurzelregion von 6 cm Spitzenabstand bis zur Wurzelbasis reichte. Die Gesamtzahl der Endodermiszellen betrug auf Wurzelquerschnitten durchschnittlich 31. Von diesen Zellen kamen durchschnittlich je drei über die einzelnen Siebteile und meist eine oder höchstens zwei über die Tracheenteile des siebenstrahligen Leitbündels zu liegen. Die von mir beobachtete Verteilung der Sekundärendodermzellen in der Endodermis dieser Wurzel ergibt sich annähernd aus nachstehender Tabelle, deren Zahlen an Wurzelquerschnitten ermittelt wurden.

Querschnitte von einem Spitzenabstand von	Annähernde Zahl der Sekundärendodermzellen	Anordnung der Sekundärendodermzellen auf dem Querschnitt	Querschnitte von einem Spitzenabstand von	Annähernde Zahl der Sekundärendodermzellen	Anordnung der Sekundärendodermzellen auf dem Querschnitt
6—7 cm	7	einzeln über der Mitte der sieben Siebteile	12—15 cm	17—18	in 2- bis 3-zelligen Gruppen über den Siebteilen
7—12 cm	14	in zweizelligen Gruppen über den Siebteilen	15—25 cm	21—24	in meist 3-zelligen Gruppen über den Siebteilen

Bei einer 25 cm langen Nebenwurzel von Asparagus Sprengeri mit elfstrahligem Leitbündel fand ich folgende Verhältnisse: Die Grenze zwischen der Primärzone und der Intermediärzone der Endodermis lag in einer Wurzelregion von 4 cm Spitzenabstand. Auf Querschnitten bestand die Endodermis durchschnittlich aus 39—45 Zellen; die den elf Siebteilen angrenzenden Teile der Endodermis waren etwa je drei Zellen, die über den Tracheenteilen liegenden Endodermisstreifen je 1—2 Zellen breit. Die Sekundärendodermzellen der Intermediärzone traten hier auf Querschnitten von verschieden grossem Spitzenabstand in der sich aus der nachstehenden Tabelle ergebenden Verteilung auf:

V.

Querschnitt von einem Spitzenabstand von	Annähernde Zahl der Sekundärendodermzellen	Anordnung der Sekundärendodermzellen auf dem Querschnitt
4—8 cm	11—12	einzeln über den elf Siebteilen
8—12 cm	22—24	in 2-zelligen Gruppen über den Siebteilen
12—24 cm	30—33	in meist 3-zelligen Gruppen über den Siebteilen

Die schon allgemein besprochenen Durchgangsstellen der älteren Teile der Intermediärzone haben die Form von schmalen Zellstreifen bei Aspidistra elatior, Asparagus Sprengeri, Agapanthus praecox, Calla palustris, Caladium hybridum u. a. Diese streifenförmigen Durchgangsstellen sind in der Regel bei Aspidistra und Asparagus meist nur eine Zelle, bei Agapanthus praecox 1—2, bei Calla palustris und Caladium hybridum 1—4 Zellen breit und meist nur wenige, z. B. bei Asparagus Sprengeri durchschnittlich nur 2—3 Zellen lang. In der Längsrichtung werden sie oft, wie z. B. bei Calla palustris nur von einzelnen oder von Gruppen von wenigen Sekundärendodermzellen unterbrochen (Taf. V, Fig. 104). Einzellig sind die Durchgangsstellen öfters bei Musa Ensete, Hedychium Gardnerianum, Iris germanica und Asparagus officinalis. Bei Iris und Asparagus werden diese einzelligen Durchgangsstellen von den kleineren Endodermzellen gebildet, wie Schwendener (1882, Taf. IV, Fig. 56) zuerst bei Iris beobachtet hat. In nicht zu alten Wurzeln kommen aber bei allen genannten Pflanzen mit einzelligen Durchgangsstellen neben solchen auch mehrzellige vor, welche bei Iris und Asparagus meist aus einer kleineren Zelle und mehreren angrenzenden langen Zellen bestehen (Taf. V, Fig. 96). Bei Hydrosme Rivieri fand ich die von Primärendodermzellen gebildeten Teile der Intermediärzone stets bedeutend grösser als die über den einzelnen Siebteilen liegenden, in der Regel nur zwei Zellen breiten Partien von Sekundärendodermzellen, so dass man von „Durchlassstellen“ bei der Endodermis dieser Wurzel anscheinend nicht reden kann. Wenn sich an älteren Wurzeln der zum vorliegenden Typus gehörigen Pflanzen die Intermediärzone der Endodermis verlängert, so wird dabei die Zahl der Durchlassstellen eingeschränkt. Beispielsweise zeigten mir Querschnitte alter reichlich verzweigter Nebenwurzeln von Iris germanica durchnittlich fünf, Querschnitte jüngerer Wurzeln durchschnittlich zehn Durchgangsstellen in der Endodermis [1]). Auch bei alten, im Herbst gesammelten Nebenwurzeln von Calla palustris, welche vereinzelte 0,25—0,3 mm dicke Wurzelzweige

[1]) Siedler (1892, S. 427) gibt sogar an, dass er völlige Verkorkung der Endodermis „in den oberen Regionen mancher feinen Wurzeln“ von Iris germanica beobachtet habe. Ich fand dagegen selbst an Querschnitten von ganz alten Nebenwurzeln, in deren Rinde schon Korkbildung stellenweise eingetreten war, noch durchschnittlich ein bis bis zwei einzellige Durchgangsstellen in der Endodermis.

1. Ordnung trugen und welche ihren Vegetationspunkt verloren hatten, fand ich in der Endodermis nur noch sehr wenige Durchgangsstellen.

Typus III. Die Endodermis bildet, wie beim Typus II, die Zone des Primärstadiums und des Intermediärstadiums aus. Die Primärzone ist hier aber in jedem Altersstadium der Wurzel äusserst kurz und nur auf Wurzelregionen von 0,5—2 cm Spitzenabstand beschränkt. Die Intermediärzone erstreckt sich beim vorliegenden Typus dagegen immer fast über die ganze Wurzel. Zu diesem Typus scheinen ganz allgemein die Endodermen der Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen und einzelner Araceen zu gehören, ferner die Endodermen der Erdwurzeln von Funkia ovata, Funkia Sieboldiana und Drosophyllum lusitanicum. Die beim Typus II mit angeführte Endodermis von Aspidistra elatior kann man als eine Übergangsform zu den Endodermen des vorliegenden Typus ansehen.

Im jüngsten Teile der Intermediärzone sind auch hier die einzelnen den Siebteilen opponierten Streifen der Sekundärendodermzellen, bezw. Tertiärendodermzellen relativ schmal; sie erlangen aber auf einer Zone von relativ geringer Länge ihre endgültige Breite. Die Durchgangsstellen sind in der ganzen Intermediärzone von annähernd gleichbleibender Breite und erweitern sich nur im jüngsten Teile der Intermediärzone. Ich fand z. B., dass bei einer 55 cm langen Nebenwurzel von Anthurium Andraeanum die einzelnen aus Tertiärendodermzellen, bezw. Sekundärendodermzellen bestehenden Streifen der Endodermis in einer Region von 2,2 cm Spitzenabstand je 2—3 Zellen, in einer Region von 3,2 cm Spitzenabstand je 3—5 Zellen, in allen Regionen von grösserem Spitzenabstand je 4—5 Zellen breit waren. Im allgemeinen sind die Durchgangsstellen beim vorliegenden Typus sehr lang und durchziehen, wie Schwendener (1882, S. 114) gezeigt hat, die Wurzel ununterbrochen auf relativ grossen Strecken. In einigen Fällen sind die Zellen der Durchgangsstellen kürzer als die der übrigen Teile der Endodermis, so z. B. bei Renanthera coccinea nach Schwendener (1882) und bei Funkia ovata nach van Wisselingh [1884, S. 29 (169)].

Typus IV. Die Endodermen bringen alle S. 104 genannten Zonen zur Ausbildung, oder es fehlt von diesen höchstens die sehr kurze Zone 5, die Übergangszone zwischen Intermediärzone und Tertiärzone.

Diese Endodermen sind relativ häufig; sie finden sich nach meinen Beobachtungen bei Zea Mais, Arundinaria japonica, Iris sibirica, Phoenix dactylifera, Canna indica, Cannabis sativa, Geranium rotundifolium, Phaseolus multiflorus und Ricinus communis, kommen aber höchstwahrscheinlich noch bei vielen anderen Pflanzen vor; z. B. ist anzunehmen, dass sie bei allen Pflanzen vorhanden sind, bei welchen die Endodermis in älteren Wurzeln und älteren Wurzelregionen an eine fast völlig abgestorbene Rinde angrenzt, wie dies z. B. bei zahlreichen Gramineen der Fall ist, deren Wurzelrinde im Alter von grossen radialen Luftlücken durchzogen ist. Sehr wahrscheinlich finden sie sich ferner bei allen denjenigen Pflanzen, bei welchen die Endodermis mit zunehmendem Alter in direkte Berührung mit dem Erdboden kommt, wo diese also als sekundäre Oberhaut fungieren muss; es würden dabei z. B. in Frage kommen die Endodermen folgender Pflanzen: Yucca, Charlwoodia, Cyperus Papyrus (Caspary, 1858, S. 448 u. 1866, S. 118), Smilax (A. Meyer, 1881[1]), Restio sulcatus (Schwendener 1882, S. 156), zahlreiche Dikotyledonen, Thalictrum, Adonis, Isopyrum, Delphinium, Aconitum septentrionale (Marié, 1885, S. 32 u. a. St.). Ligustrum ovalifolium, Fraxinus excelsior, (Olivier, 1880, S. 111), Primula sinensis (Kamienski 1875, S. 8), Cucurbita, Sanicula europaea, Hedera Helix, (van Tieghem, 1871, S. 214, 230, 232).

Die Zone des Primärstadiums ist bei diesem Typus anfangs immer sehr lang und kann sich unter Umständen bis zur Basis einer schon relativ langen Wurzel ausdehnen, so z. B. bei Zea Mais und Ricinus communis (s. Tab. VI u. VII). Die Intermediärzone ist bei einzelnen hierhergehörigen Endodermen, z. B. bei Zea Mais immer relativ kurz (s. Tab. VI), bei anderen kann sie mit zunehmendem Alter sich wie vorher die Primärzone ebenfalls über die ganze Wurzel erstrecken, wie auch aus der folgenden Tabelle VIII für Phaseolus multiflorus hervorgeht. Die Sekundärzone bezw. Tertiärzone ist an jungen Wurzeln meist relativ klein, verlängert sich aber fast immer mit zunehmendem Alter und dringt nach und nach bis zur Wurzelspitze vor. Die Längenverhältnisse der Hauptzonen der Endodermis ändern sich also auch hier mit zunehmendem Alter der Wurzel. Die von mir an den untersuchten, hierhergehörigen Wurzeln beobachteten Längenverhältnisse zwischen den einzelnen Hauptzonen der Endodermen habe ich in den nachfolgenden Tabellen VI bis XI zusammengestellt.

VI. **Endodermis von Zea Mais. Typus IV.**

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Tertiärzone in cm
jüngere Hauptwurzel, an der Basis 1,7 mm dick	bis in eine Region v. 25 cm Spitzenabstd. unverzw.	Topfkultur	40	34	2,5	2,5
jüngere, an der Basis 2 mm dicke Nebenwurzel	—		32	29	2	—
jüngere, an der Basis 1,6 mm dicke Hauptwurzel	—		37,5	24,5	5	7
jüngere, an der Basis 1,5 mm dicke Hauptwurzel	—		37	23	8	5
junger, 0,3 mm dicker Wurzelzweig 1. Ordnung	—		5	3,5	0,5	—
junger, 0,5 mm dicker Wurzelzweig 1. Ordnung	—	kultiviert i. 0,2-proc. KnopscherNährlös.	9	2	3	—
Nebenwurzel, an der Basis 1,6 mm dick	bis in eine Region v. 3 cm Spitzenabstd. unverzw.		34	2	2	29,5
ältere Hauptwurzel	reichlich verzw.	Topfkultur	50	—	1	48
älterer Hauptwurzelzweig 1. Ordnung	—		10	—	—	10

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Tertiärzone in cm
Nebenwurzel des fünften Knotens einer 3 Monate alten Pflanze; an der Basis 1,9 mm, an der Spitze 0,45 mm dick	bis in eine Region von 3 cm Spitzenabstand unverzweigt	Topfkultur	40	—	—	39
Hauptwurzel einer 3 Monate alten Pflanze; Vegetationspunkt der Wurzel nicht mehr vorhanden	reichlich verzweigt		55	—	—	55

VII. **Endodermis von Ricinus communis. Typus IV.**

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Sekundärzone in cm
Hauptwurzelzweig 1. Ordnung	bis in eine Region von 8 cm Spitzenabstand unverzweigt. Trägt ca. 3 cm lange Zweige 2. Ordnung	Topfkultur	32	29,5	2	—
Hauptwurzel an der Basis 4 mm dick	bis in eine Region von 17 cm Spitzenabstand unverzweigt. Die älteren Teile tragen ca. 10 cm lange Zweige 1. Ordnung und ca. 5 cm lange Zweige 2. Ordnung	kultiviert in 0,2-proc. Knopscher Nährlösung	27,5	21	4	1,5
Hauptwurzelzweig 1. Ordnung	bis in eine Region von 11 cm Spitzenabstand unverzweigt. Trägt ca. 5 cm lange Zweige 2. Ordnung		21	20,5	—	—
Hauptwurzel	bis in eine Region von 15 cm Spitzenabstand unverzw. Die älteren Teile tragen bis 29 cm lange Zweige 1. Ordnung und ca. 3 cm lange Zweige 2. Ordnung	Topfkultur	30	20	7	2
ältere Nebenwurzel	trägt Zweige 1. und 2. Ordnung		28	8	10	9,5

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Sekundärzone in cm
Hauptwurzelzweig 2. Ordng.	unverzweigt	Topfkultur	8	7,5	—	—
Hauptwurzelzweig 2. Ordng.		kultiviert in 0,2-proc. Knopscher Nährlösung	7	6,5	—	—
ältere Hauptwurzel; Vegetationspunkt nicht mehr vorhanden	reichlich verzweigt	Topfkultur	59	—	—	59

VIII. **Endodermis von Phaseolus multiflorus. Typus IV.**

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Sekundärzone in cm
Hauptwurzel, an der Basis 3 mm, an der Spitze 0,5 mm dick	bis in eine Zone von 4 cm Spitzenabstand unverzweigt; trägt insgesamt 103 Zweige 1. Ordnung u. zahlreiche Zweige 2. Ordnung	kultiviert in 0,2-proc. Knopscher Nährlösung	24	19,5	4	—
Wurzelzweig 1. Ordnung	trägt Zweige 2. Ordnung		14	10,5	2,5	0,5
älterer Wurzelzweig 1. Ordnung	bis in eine Zone von 4 cm Spitzenabstand unverzweigt; trägt Zweige 2. Ordnung		17	7,5	7	2
junger Wurzelzweig 1. Ordng.	unverzweigt	Topfkultur	8	5,5	2	—
Wurzelzweig 2. Ordnung			6	5,5		
Hauptwurzel	bis in eine Zone von 4,5 cm Spitzenabstand unverzweigt; trägt zahlreiche, bis 20 cm lange Zweige 1. Ordnung und bis 6 cm lange Zweige 2. Ordnung		37	4,5	31	1
Wurzelzweig 2. Ordnung		kultiviert in 0,2-proc. Knopscher Nährlösung	4	3,5	—	—

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Sekundärzone in cm
Wurzelzweig 1. Ordnung	trägt zahlreiche Zweige 2. Ordnung	Topfkultur	17,5	—	17,2	
ältere Hauptwurzel	—		40	—	30	10
ältere Nebenwurzel	trägt zahlreiche Zweige 1. und 2. Ordnung		52	—	15	36
alte Hauptwurzel, deren Vegetationspunkt abgestorben ist	—		51	—	—	51

IX. Endodermis von Arundinaria japonica. Typus IV.

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Tertiärzone in cm
Nebenwurzel, ca. 1,5 cm dick	trägt Zweige 1., 2. und 3. Ordnung	Wurzeln von Gartenpflanzen (Botanischer Garten Marburg)	21	4,5	5	11
Nebenwurzelzweig 1. Ordng.	unverzweigt		5	4	0,5	—
Nebenwurzelzweig 2. Ordng.			3	2,7	—	—
Nebenwurzelzweig 1. Ordng.	trägt etwa 2 cm lange Zweige 2. Ordnung		15	—	9,5	5

X. Endodermis von Tropaeolum majus. Typus IV.

	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Primärzone in cm	Länge der Intermediärzone in cm	Länge der Sekundärzone in cm
Hauptwurzel	bis in eine Zone von 14 cm Spitzenabstand unverzweigt; trägt Zweige 1. u. 2. Ordng.	Topfkultur	26	13	11	1,5
Hauptwurzel	trägt wenige Zweige 1. 1. und 2. Ordnung	kultiviert in 0,2-proc. Knopscher Nährlösung	16	10	3	2,5
Hauptwurzel	trägt Zweige 1. und 2. Ordnung		20	3	4	12,5
Nebenwurzelzweig 1. Ordnung	unverzweigt		7	3	3,5	—

XI. Endodermen vom Typus IV.

Name der Pflanze	Morphologische Natur der Wurzel	Art der Verzweigung der Wurzel	Kultur der Wurzel	Länge der Wurzel in cm	Länge der Endodermis-Primärzone in cm	Länge der Endodermis-Intermediärzone in cm	Länge der Endodermis-Sekundär- bezw. Tertiärzone in cm
Canna indica	Nebenwurzel	bis in eine Zone v. 10 cm Spitzenabstand unverzweigt; der ältere Teil der Wurzel reichl. verzweigt	Wurzel einer Gartenpflanze	40	11,5	8	20
Cannabis sativa	Hauptwurzel einer jungen Pflanze	bis in eine Zone von 4 cm Spitzenabstand unverzweigt; trägt bis 7 cm lange Zweige 1. Ordnung u. ca. 1 cm lange Zweige 2. Ordng.	Topfkultur	26	2,5	23	—
Geranium rotundifolium	Hauptwurzel	spärlich verzweigt		17,5	5	3	9
Iris sibirica	Nebenwurzel	unverzweigt	Wurzel einer Gartenpflanze	9	4,5	4	—
Phoenix dactylifera	Nebenwurzel 2,5 mm dick	trägt bis 20 cm lange Zweige 1. Ordnung und etwa 2 cm lange Zweige 2. Ordng.	Topfkultur	66	9	5	51
	Nebenwurzelzweig 1. Ordnung	trägt junge Zweige 2. Ordnung		20	3	4	12

Die Intermediärzone hat im allgemeinen beim vorliegenden Typus ähnlichen Bau wie beim Typus 2. Die aus den Sekundärendodermzellen oder den Tertiärendodermzellen bestehenden Streifen sind im jüngsten Teile der Zone relativ schmal, und verbreitern sich nach dem älteren Teile zu, um eventuell an der Grenze der Sekundärzone bezw. Tertiärzone seitlich zusammenzustossen. Die nachfolgenden Tabellen XII und XIII zeigen für zwei untersuchte Wurzeln von Phaseolus und Cannabis das Zahlenverhältnis, welches zwischen Primärendodermzellen und Sekundärzellen auf Querschnitten von verschiedenen Regionen der Intermediärzone besteht.

XII. Intermediärzone der Endodermis von Phaseolus multiflorus.

Wurzelzweig 1. Ordnung von 17,5 cm Länge. Topfkultur.

Spitzenabstand der Querschnitte in cm	Zahl der Primär-Endodermzellen	Zahl der Sekundär-Endodermzellen	Gesamtzahl der Endodermzellen	Spitzenabstand der Querschnitte in cm	Zahl der Primär-Endodermzellen	Zahl der Sekundär-Endodermzellen	Gesamtzahl der Endodermzellen
0,75	26	19	45	7	31	23	54
1,5	17	29	46	11	24	31	55
3,5	24	27	51	16	12	47	59

XIII. Intermediärzone der Endodermis von Cannabis sativa.

Hauptwurzel von 26 cm Länge. Topfkultur.

Spitzenabstand der Querschnitte in cm	Zahl der Primär-Endodermzellen	Zahl der Sekundär-Endodermzellen	Gesamtzahl der Endodermzellen	Spitzenabstand der Querschnitte in cm	Zahl der Primär-Endodermzellen	Zahl der Sekundär-Endodermzellen	Gesamtzahl der Endodermzellen
2,5	25	—	25	10	17	9	26
3,5	21	8	29	20	10	26	36
5	14	11	25	25	25	20	45
7,5	8	22	30	25,5	25	21	46

Bei Phaseolus und Cannabis und anderen zum vorliegenden Typus gehörigen Pflanzen ist die Intermediärzone öfters relativ lang, wie aus den Tabellen VIII und XI auf Seite 112, 114 hervorgeht. Dagegen ist bei den ebenfalls hierher zu rechnenden Pflanzen Zea Mais und Phoenix die Intermediärzone an den Nebenwurzeln und an der Hauptwurzel relativ kurz und hier namentlich deshalb leichter zu übersehen, weil in ihr neben Primärendodermzellen nur Sekundärendodermzellen vorkommen, welche beiden Zellformen sich nicht durch die Dicke ihrer Membranen unterscheiden, sondern erst nach Gebrauch von Reagentien deutlich als verschiedene Entwicklungszustände hervortreten. Die Durchgangsstellen dieser kurzen Intermediärzone sind bei der Hauptwurzel und den Nebenwurzeln von Zea Mais immer mehrere Zellen breit. In den dünnen Wurzelzweigen von Zea Mais gehen diese Durchgangsstellen auf die Breite von einer oder von zwei Zellen zurück und erstrecken sich auf eine im Verhältnis zur Wurzel längere Intermediärzone; auch bleiben sie in den Wurzelzweigen öfters relativ lange erhalten, was daraus hervorgeht, dass die sie begrenzenden Partien der Endodermis aus stärker verdickten Tertiärendodermzellen bestehen können (Taf. V, Fig. 100 dz.). Ähnliche schmale Durchgangsstellen finden sich auch an den Zweigen anderer Gramineenwurzeln, z. B. bei Holcus mollis und Saccharum officinarum (Taf. V, Fig. 95 dz.). Klinge (1879, S. 26 u. 27) beobachtete sie an den Wurzelzweigen von Agrostis vulgaris und Oryza sativa, Pethybridge (1899, S. 45) an Wurzelzweigen von Avena sativa.

Der Bau von Primärzone und von Sekundär- bezw. Tertiärzone der Endodermen des vorvorliegenden Typus bedarf keiner weiteren Besprechung.

Typus V. Die Endodermis bildet von den Seite 104 genannten Zonen in der Hauptsache nur die Tertiärzone aus. Diese letztere erstreckt sich in jedem Alterszustand der Wurzel von der Wurzelbasis bis nahe an die Wurzelspitze. Der Übergang vom Embryonalstadium der Endodermis zum Tertiärstadium erfolgt auf einer sehr kurzen Strecke; es sind hier gleichsam von den Seite 104 genannten Zonen die Zonen 2, 3, 4 und 5 auf eine einzige kleinste Region zusammengedrängt.

Ein Endodermis vom vorliegenden Typus besitzen die im Wasser gewachsenen Nebenwurzeln[1]) von Phragmites communis, vielleicht auch die im Wasser entwickelten Nebenwurzeln von Saccharum officinarum (sicher nicht die Wurzelzweige der letzteren). Bei vielen von mir untersuchten 15—40 cm langen, mit zahlreichen Wurzelzweigen 1. und 2. Ordnung besetzten Nebenwurzeln (Wasserwurzeln) von Phragmites waren durchschnittlich schon in einer Zone von 0,5 cm Spitzenabstand alle Zellen der Endodermis im Sekundärzustand, bezw. Tertiärzustand; bei einer 38 cm langen Nebenwurzel war dies sogar schon in einer Zone von 0,25 cm Spitzenabstand der Fall. Bei den 9—10 cm langen Wurzelzweigen 1. Ordnung und den 2—3 cm langen Zweigen

[1]) Bodenwurzeln von Phragmites habe ich nicht untersucht.

2. Ordnung lag die Grenzregion zwischen dem Embryonalstadium und dem Tertiärstadium der Endodermis in Zonen von 0,5—1 cm Spitzenabstand. Ähnlichen Bau wie bei den Wasserwurzeln von Phragmites hat die Endodermis bei den Nebenwurzeln von Ananassa macrodontes; bei dieser Pflanze ist aber die Übergangsregion zwischen der Embryonalzone und der Tertiärzone der Endodermis länger und es ist sogar eine sehr kurze Intermediärzone vorhanden, welche sich allerdings nur in Regionen von 1—3 cm Spitzenabstand vorfindet. Die Durchgangsstellen dieser Intermediärzone sind auf Wurzelquerschnitten selten und meist nur eine Zelle breit.

VI. Verhalten von Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis bei Wurzeln von verschiedenem morphologischem Werte.

Im Verlaufe der vorliegenden Untersuchungen stellte sich heraus, dass die in dieser Arbeit behandelten drei Zellschichten bei einer grösseren Zahl von Pflanzen in allen Gliedern der Wurzelsysteme gleiche morphologische Anlage und gleichen Entwicklungsgang besitzen. Bei diesen Pflanzen stehen natürlich die in Frage kommenden Zellschichten der einzelnen Glieder eines Wurzelsystems zumeist auf verschiedener Entwicklungsstufe entsprechend dem verschiedenen Alter der Glieder. So ist unter Umständen das Epiblem der relativen Hauptwurzel völlig abgestorben, oder abgestossen, das Epiblem der zugehörigen Wurzelzweige aber lebend. Die Interkutis der relativen Hauptwurzel findet man an Wurzelsystemen bestimmten Alters in allen ihren Zellen verkorkt, die Interkutis der zugehörigen Wurzelzweige dagegen noch auf grösseren Strecken unverkorkt, z. B. fand ich die Interkutis einer 34 cm langen und 1,6 mm dicken Nebenwurzel von Zea Mais in allen Regionen von mehr als 5 cm Spitzenabstand völlig verkorkt, dagegen die Interkuten der 3—9 cm langen Zweige 1. und 2. Ordnung fast alle völlig unverkorkt, oder nur in einer basalen, 1 cm langen Zone verkorkt.[1]) Auch bei den Endodermen der einzelnen Glieder eines Wurzelsystems lassen sich diese Verschiedenheiten der Entwicklung beobachten. Allerdings kommen hier nur die Endodermen der Typen 2, 3 und 4 (siehe S. 105—109) in Frage. So sah ich z. B. an Wurzelsystemen von Caladium hybridum, Hydrosme Rivieri, Hedychium Gardnerianum und Musa Ensete, dass die Endodermis der relativen Hauptwurzel die Primärzone und die Intermediärzone (siehe S. 104) ausgebildet hatte, während die Endodermen der Wurzelzweige sich noch völlig im Primärstadium befanden. In anderen Fällen zeigten die Endodermen der Wurzelzweige relativ längere Primärzonen oder längere Intermediärzonen als die relative Hauptwurzel des Systems.

Es ergibt sich aus diesen Beobachtungen also, dass bei den meisten Pflanzen die drei Zellschichten der einzelnen Glieder eines Wurzelsystems sich bei gleicher morphologischer Anlage

[1]) Bei den stärkeren Nebenwurzelsystemen älterer Pflanzen von Zea Mais kommen noch morphologische Verschiedenheiten anderer Art zwischen den Hypodermen der einzelnen Glieder des Wurzelsystems vor, worauf später noch hingewiesen werden soll.

nur durch den Grad ihrer Entwicklung unterscheiden. Deshalb war die Feststellung interessant, dass bei einer Anzahl anderer Pflanzen zu diesen genannten Unterschieden noch morphologische Differenzen hinzutreten, welche darauf beruhen, dass die Zellschichten bei den verschiedenen Gliedern eines Wurzelsystems von vornherein aus verschiedenen morphologischen Anlagen hervorgehen. Seltener betreffen derartige Differenzen die Wurzelhaut. Das Epiblem kann sich nach meinen Beobachtungen an Wurzeln von verschiedenem morphologischem Werte entweder durch die Art der Wurzelhaarbildung unterscheiden, wie schon auf Seite 25 besprochen worden ist, oder auch durch verschiedene Grösse seiner Zellen. So nimmt z. B. bei Hedychium Gardnerianum die Länge der Aufzellen an den Wurzelzweigen ab; die Nebenwurzeln besitzen Aufzellen, welche zwei- bis dreimal länger als breit sind, die Zweige I. und II. Grades kürzere, die Zweige III. Grades fast isodiametrische Zellen. Doch ist bei Hedychium die Länge der Aufzellen auch an den dünneren Zonen der Nebenwurzel selbst etwas geringer als an den basalen Wurzelteilen. Die haarlosen Aufzellen der Nebenwurzeln von Phragmites übertreffen die Haarzellen bedeutend an Länge (siehe S. 21). Dagegen ist an den im Wasser entwickelten Nebenwurzelzweigen ein Längenunterschied zwischen den beiden Zellformen des Epiblems kaum zu sehen. Bei Pflanzen mit mehrschichtiger Wurzelhaut ist manchmal bei den einzelnen Gliedern der Wurzelsysteme die Zahl der Wurzelhautschichten verschieden gross. So führt z. B. Asparagus Sprengeri an den Nebenwurzeln[1]) eine durchschnittlich dreischichtige, an den Wurzelzweigen öfter eine vier- bis fünfschichtige Wurzelhaut. Bei Crinum amabile besteht das Velamen der Nebenwurzeln aus drei bis vier Schichten, das Velamen der Wurzelzweige fast ausschliesslich nur aus drei Schichten. Bei Agapanthus führt das Velamen an den Nebenwurzeln drei, an den Zweigen zwei Schichten, bei Anthurium Andraeanum an den Nebenwurzeln eine bis zwei Schichten, an den Zweigen gewöhnlich nur eine Zellschicht.

Von den Wurzelhypodermen zeigen, soweit ich beobachtete, nur die Interkuten und die verstärkten Interkuten Erscheinungen der hier besprochenen Art. Ganz allgemein geht mit zunehmendem Verzweigungsgrad der Wurzeln die Schichtenzahl ihrer Interkuten und der sie mechanisch verstärkenden Gewebe zurück und wird für die letzteren bei den feinsten Zweigen meist gleich Null. Ferner kommt es, was ich besonders betone, aber auch vor, dass die Wurzelzweige eine andere Interkutisart ausbilden als die relative Hauptwurzel.

Berücksichtigen wir zunächst die Fälle, bei welchen die morphologischen Verschiedenheiten allein die mechanischen Verstärkungsschichten der verstärkten Interkuten betreffen. In diesen Fällen sind die Interkuten stets einschichtig und bei den einzelnen Gliedern der Wurzelsysteme eventuell nur durch den Grad ihrer Entwicklung verschieden. Die Verstärkungsschichten dagegen verringern in den Wurzelzweigen ihre Schichtenzahl oder verschwinden hier völlig. Es zeigt sich dies schon bei den kollenchymatischen Unterlagen mancher Interkuten. Diese an den Nebenwurzeln bei Calla palustris zwei, bei Acorus Calamus zwei bis vier, bei Hydrosme Rivieri und Arum italicum zwei bis drei, bei Caladium hybridum vier Schichten starke Zellage geht an den Wurzelzweigen der genannten Pflanzen auf die Stärke einer Schicht, bei Caladium auf die von zwei Schichten zurück. Auffallender werden die Erscheinungen bei den durch Sklerenchymgewebe verstärkten Interkuten. Im nachstehenden mögen nur einige Beispiele genannt werden. Dass dieselben leicht vermehrt werden könnten, geht z. B. aus den Untersuchungen von Klinge (1879) hervor. Die im folgenden gebrauchten Abkürzungen bedeuten: I_1 = Interkutis einschichtig; Sk_1 = Sklerenchymlage einschichtig; Sk_0 = Sklerenchymlage fehlt.

[1]) Wurzeln von Pflanzen des Marburger botanischen Gartens.

Arundinaria japonica, Nebenwurzeln. I_1 Sk_{3-5}. Wurzelzweige 1. Ordnung. I_1 Sk_{1-2}. Wurzelzweige 2. Ordnung. I_1 Sk_1 oder $_0$. Oryza sativa, Nebenwurzel. I_1 Sk_1. Nebenwurzelzweige I_1 Sk_0. Panicum crus galli, Nebenwurzel. I_1 Sk_2. Wurzelzweige I_1 Sk_0. Saccharum officinarum, Nebenwurzel. I_1 Sk_{2-3}. Wurzelzweige 1. Ordnung. I_1 Sk_1. Wurzelzweige 4. Ordnung. I_1 Sk_0.

Die Verschiedenheiten im Bau der Hypodermen von Wurzeln und Wurzelzweigen können sich zweitens zugleich auf Interkuten und deren mechanische Verstärkungsschichten beziehen. Die Interkuten sind in diesem Falle stets mehrschichtig. Die Unterschiede beruhen nur auf der verschieden grossen Zahl der Hypodermis-Zellschichten, wie die nachstehenden Angaben für Wurzelsysteme von Phoenix und Phragmites zeigen: Phoenix dactylifera, Nebenwurzel der Keimpflanze. I_{4-6} Sk_{2-3}. Wurzelzweig 1. Ordnung. I_{2-3} Sk_{1-2}. Wurzelzweig 2. Ordnung. I_2 Sk_0. Phragmites communis. Im Wasser entwickeltes Wurzelsystem. Nebenwurzel. I_{3-4} Sk_{2-3} (Taf. III, Fig. 62 in, sk.). Wurzelzweig 1. Ordnung. I Sk_0 (Taf. III, Fig. 47 in.). Wurzelzweig 2. Ordnung. I_1 Sk_0.

Drittens können sich die Bauverschiedenheiten auf die Interkuten allein erstrecken. In einigen Fällen erfolgt wieder nur der allmähliche Rückgang einer mehrschichtigen Interkutis auf eine einschichtige oder eine solche von geringerer Schichtenzahl. Als Beispiele sind zu nennen: Ananassa macrodontes. Nebenwurzel. I_{20}. Nebenwurzelzweige 1. Ordnung. I_{7-8}. Wurzelzweige 2. Ordnung. I_2. Canna indica, Nebenwurzel. I_4 Nebenwurzelzweige I_2. Hedychium Gardnerianum, Nebenwurzel. I_4. Wurzelzweige 1. Ordnung. I_{3-4}. Wurzelzweige 2. Ordnung. I_{1-2}. Musa Ensete, Nebenwurzel. I_4. Wurzelzweige 1. Ordnung. I_3. Wurzelzweige 2. Ordnung. I_2.

Besonders interessant ist nun, dass bei einigen Pflanzen die Verschiedenheiten zwischen den Interkuten der Wurzeln und denen der zugehörigen Zweige direkt darin bestehen, dass die beiden Interkuten verschiedenen Typen angehören. Diese Pflanzen legen nämlich in den relativen Hauptwurzeln einheitliche einschichtige oder gemischte Interkuten, in den Wurzelzweigen aber Kurzzellen-Interkuten an. Eine Vorstufe hierzu ist die Erscheinung, dass die Kurzzellen-Interkuten der relativen Hauptwurzel sehr wenige, die Wurzelzweige relativ viel Kurzzellen besitzen, wie dies zuerst von Leitgeb (1864, S. 156) für die knollig verdickten Erdwurzeln von Hartwegia comosa und deren Zweige angegeben worden ist. Leitgeb (l. c.) glaubte diese Erscheinung auf den Einfluss äusserer Medien zurückführen zu müssen. Auch bei Lilium candidum besitzen nach meinen Beobachtungen die Nebenwurzeln eine einschichtige Interkutis, welche neben durchgehends langgestreckten Zellen nur sehr wenige einzeln liegende kürzere Zellen[1]) enthält und welche man daher fast als eine einheitliche Interkutis ansehen kann, die Nebenwurzelzweige dagegen eine normale Kurzzellen-Interkutis mit reichlichen Kurzzellen. Aus Angaben von Juel (1884, S. 11) geht hervor, dass bei Glaux maritima in den „dicken Nährwurzeln“ eine einheitliche einschichtige, in den Wurzelzweigen eine Kurzzellen-Interkutis vorkommt.

Auffallender verhalten sich noch diejenigen Pflanzen, welche in den relativen Hauptwurzeln gemischte Interkuten, in den Wurzelzweigen normale Kurzzellen-Interkuten anlegen (Taf. III, Fig. 56 und 57, Taf. III, Fig. 61 in. und Taf. I, Fig. 6 in.). Es gehören zu diesen Pflanzen höchstwahrscheinlich alle diejenigen, welche gemischte Interkuten in den Hauptwurzeln und den Nebenwurzeln führen. Ich habe in dieser Beziehung nur einige Pflanzen untersucht. Dabei stellte sich auch heraus, dass die Zahl der Kurzzellen in den gemischten Interkuten der Nebenwurzeln solcher

[1]) Ich habe nicht untersucht, ob diese kürzeren Elemente Kurzzellen oder kurze Endodermzellen sind.

Pflanzen relativ gering sein kann, namentlich wenn die betreffenden Wurzeln als Speicherorgane dienen, wie z. B. bei Asparagus Sprengeri, Hemerocallis fulva, Asparagus officinalis u. a. Besonders bei den Speicherwurzeln der letztgenannten Pflanze ist die geringe Zahl der Interkutis-Kurzzellen auffallend. In der mehrschichtigen Interkutis der Nebenwurzeln von Asparagus plumosus konnte ich Kurzzellen überhaupt nicht nachweisen. Dagegen haben die Interkuten der Wurzelzweige aller dieser Pflanzen durchgehends fast ebensoviel Kurzzellen als Langzellen (Taf. III, Fig. 56). Der Übergang zur Ausbildung der Kurzzellen-Interkutis erfolgt gewöhnlich schon in den Zweigen 1. Ordnung. Nur bei Hemerocallis fulva führen die stärkeren Wurzelzweige 1. Ordnung eine zweischichtige gemischte Interkutis, welche aber sehr viel Kurzzellen aufweist; die dünneren Wurzelzweige 1. Ordnung und die Zweige 2. Ordnung sind auch bei Hemerocallis durch eine normale Kurzzellen-Interkutis charakterisiert. Gemischte Interkuten in den relativen Hauptwurzeln und Kurzzellen-Interkuten in den Wurzelzweigen bilden nach meinen Beobachtungen folgende Pflanzen aus: Hemerocallis fulva, Asphodeline lutea, Asparagus Sprengeri (Taf. I, Fig. 6 in. und Taf. III, Fig. 61 in.), Asparagus officinalis, Asparagus plumosus, Iris germanica (Taf. III, Fig. 56 und 57), Iris pumila, Iris florentina, Iris pallida, Iris squalens, Iris sambucina.

Auf verschiedener meristematischer Anlage beruhende Differenzen zwischen den Endodermen verschiedener Glieder eines Wurzelsystems sind mir nicht bekannt. Man könnte als erwähnenswert an dieser Stelle die schon S. 115 beschriebene Erscheinung nennen, dass die Intermediärzone der Endodermis bei den Wurzelzweigen der Gramineen hinsichtlich ihrer Länge und Morphologie abweicht von der Intermediärzone der Endodermen der relativen Hauptwurzeln. Anzunehmen ist übrigens, dass die mechanischen Aussenscheiden, welche sich an die Endodermen vieler Wurzeln unmittelbar anlehnen, ebenso wie die mechanischen Verstärkungsschichten der Interkuten in den Wurzelzweigen an Schichtenzahl zurückgehen oder ganz fehlen. Bestimmte Angaben hierüber kann ich nicht machen, weil ich bei meiner Arbeit die Untersuchung der Endodermis-Aussenscheiden überhaupt ausser acht gelassen habe.

VII. Wurzeltypen.

Durch die vorliegende Arbeit ist eine grössere Übersicht über eine Reihe sehr wichtiger anatomischer Merkmale der Wurzelrinde gegeben worden. Dieselben erscheinen für die Physiologie der Wurzel von einer derartigen Bedeutung, dass ich es für zweckmässig hielt, sie zur Grundlage der nachstehenden Typeneinteilung der Angiospermenwurzeln zu machen. Die folgenden Wurzeltypen sind nur charakterisiert durch den Bau und ferner durch die gegenseitigen Beziehungen der drei hier interessierenden Zellschichten der Rinde. Die Eigentümlichkeiten jedes einzelnen Typus werden sich mit Hilfe der auf Taf. VI zur Darstellung gebrachten Wurzelschemata, welche mediane Längsschnitte durch die Wurzeln andeuten sollen, leicht übersehen lassen. In diesen Schemata deutet fehlende, teilweise oder völlige Schraffierung der die Schichten darstellenden Flächen die fehlende partielle oder völlige Verkorkung der Schichten an. Es genügt im übrigen, wenn ich bei der folgenden Einzelbesprechung die Typen zunächst nur durch die Anführung der in Frage kommenden

Scheidenformen unter Nennung der zum Typus gehörigen Pflanzen charakterisiere. Zu erwähnen ist noch, dass ich im folgenden die Typen in der Weise angeordnet habe, dass stets die morphologisch einfacheren Formen vor den morphologisch komplizierteren stehen, so dass also auch wohl im allgemeinen die phylogenetisch älteren Wurzeltypen den phylogenetisch jüngeren vorangehen werden. Auf Grund des Gesagten ergibt sich folgende Gruppierung der Wurzeltypen, mit deren Besprechung nunmehr begonnen werden kann:

I. Wurzeltypen mit Epiblem.

A. Typen ohne Kurzzellen-Interkuten.

Wurzeltypus 1. Epiblem, einheitliche einschichtige Interkutis, Endodermis vom Typus 1 (s. S. 105 und Wurzelschema 1, Taf. VI) Arum italicum.

Das Epiblem ist bei längeren Wurzeln von Arum italicum nur an den jüngeren Wurzelteilen lebend; in den älteren Wurzelzonen besteht es aus kollabierten Aufzellen. In der Region des lebenden Epiblems ist die Interkutis partiell, in der basalen Zone des toten Epiblems dagegen völlig in allen ihren Zellen verkorkt.

An den vorliegenden Typus lässt sich am besten auch der Wurzeltypus von Trapa natans anschliessen. Von mir untersuchte, 30—35 cm lange Bodenwurzeln (Schlammwurzeln) dieser Pflanze waren auf ihrer ganzen Oberfläche mit einem durch die schwärzliche Färbung seiner Membranen charakterisierten Epiblem besetzt. Dieses war an den ausserhalb des Teichbodens im Wasser befindlichen — etwa 5 cm langen — Wurzelteilen noch lebend und zeigte hier nicht die dunkle Färbung der Wandungen. Die Interkutis der Wurzeln war bis in eine Zone von höchstens 5 cm Spitzenabstand völlig unverkorkt, in den älteren Wurzelteilen partiell verkorkt. Die Endodermis der Wurzeln gehört zum Endodermentypus 1 (s. S. 105).

Wurzeltypus 2. Epiblem, einheitliche einschichtige Interkutis, Endodermis vom Typus 2 (s. S. 105 und Wurzelschema 2, Taf. VI) Hydrosme Rivieri, Calla palustris.

An längeren Wurzeln von Calla (von 20—25 cm Länge) und von Hydrosme Rivieri (von 70—80 cm Länge) war der Bau der drei in Frage kommenden Zellschichten folgender. Das Epiblem war bis in eine Wurzelregion von 10—15 cm Spitzenabstand lebend, in allen Zonen von höherem Spitzenabstand kollabiert. Die Interkutis zeigte sich bis in eine Region von 1—2 cm Spitzenabstand völlig unverkorkt. Die partiell verkorkte Interkutiszone erstreckte sich bei Hydrosme Rivieri bis in eine Wurzelzone von 6—7 cm Spitzenabstand, bei Calla bis in eine Wurzelzone von etwa 10 cm Spitzenabstand. An die partiell verkorkte Interkutiszone schloss sich bei beiden Pflanzen eine völlig verkorkte, bis zur Wurzelbasis reichende Interkutiszone an. Die Grenze zwischen Primär- und Intermediärstadium der Endodermis lag bei Calla (Wurzeln von ca. 25 cm Länge) in einer Region von 7 cm Spitzenabstand, bei Hydrosme (bei einer 80 cm langen Wurzel) in einer Region von 70 cm Spitzenabstand. Bei beiden Pflanzen erfolgt also schon unter dem lebenden Epiblem partielle Verkorkung der Interkutis. Die völlige Verkorkung der letzteren tritt bei Calla erst ein, wenn das Epiblem abstirbt, während sie bei Hydrosme schon früher zustande kommt. Die Endodermis geht bei Calla in das Intermediärstadium über, bevor die Interkutis völlig verkorkt ist und das Epiblem abstirbt, bei Hydrosme dagegen bildet sie die Intermediärzone sehr viel später in einer basalen

Region mit völlig verkorkter Interkutis und abgestorbenem Epiblem aus. Dem vorliegenden Typus verwandt ist der nächste Typus.

Wurzeltypus 2a. Epiblem, Kollenchym-Hypodermis mit Metadermbildung, Endodermis vom Typus 2, (s. S. 105 und Wurzelschema 2a, Taf. VI) Helleborus niger, Helleborus viridis.

Bei Helleborus niger liegt im jüngeren Teile jüngerer Wurzeln lebendes Epiblem über einer kollenchymatischen Hypodermis. In der gleichen Wurzelzone befindet sich die Endodermis im Primärstadium. An älteren Wurzelregionen und an älteren Wurzeln fehlt das Epiblem oder es ist ebenso wie die Aussenchichten der Hypodermis in Metaderm übergegangen; die Endodermis solcher Regionen hat das Intermediärstadium ausgebildet.

Am besten im Anschluss an diesen Typus wird die Bauart der Wurzel von Drosophyllum genannt. Die Wurzeln dieser Pflanze besitzen keine Hypodermis, jedoch erleidet ihr ganzes Rindenparenchym im Alter Modifikationen, welche sich durch Braunfärbung der Membranen kund geben und vielleicht ähnlichen Wert haben wie die Metadermbildung von Helleborus. Die Endodermis von Drosophyllum entspricht im Bau mehr dem Endodermentypus 3 (s. S. 109).

Wurzeltypus 3. Epiblem, einheitliche einschichtige Interkutis, Endodermis vom Typus 4 (s. S. 109 und Wurzelschema 3, Taf. VI) Zea Mais, Ricinus communis, Helianthus annuus.

Der Bau und das Verhalten der drei Zellschichten sind beim vorliegenden Typus folgende. Jüngste, nicht zu lange Wurzelu sind auf ihrer ganzen Oberfläche mit lebendem Epiblem ausgestattet. Unter dem letzteren liegt eine, höchstens in den ältesten Teilen verkorkte Interkutis. Die zugehörige Endodermis befindet sich in der Länge der ganzen Wurzel im Primärstadium, oder zeigt nur in der Region der Wurzelbasis eine kurze Intermediärzone. Ältere Wurzeln, z. B. drei bis vier Wochen alte Haupt- oder Nebenwurzeln von Zea Mais oder Ricinus communis besitzen nur in einem jüngeren, 10—20 cm langen Teile lebendes, in älteren Zonen kollabiertes Epiblem. In der Region des lebenden Epiblems ist bei solchen älteren Wurzeln die Interkutis völlig unverkorkt. In der Wurzelzone des toten Epiblems ist die Interkutis partiell, bezw. völlig verkorkt, und zwar ist der nur in einzelnen Zellen verkorkte Interkutisteil relativ kurz und nur auf die in nächster Nähe des lebenden Epiblems liegende Wurzelstrecke beschränkt. Die Endodermis der älteren Wurzeln setzt sich zusammen aus einer zunächst relativ langen Primärzone, einer kurzen Intermediärzone und einer anfangs kürzeren, später längeren Sekundär- bezw. Tertiärzone. Bei Zea Mais fand sich die Endodermis-Primärzone gewöhnlich in den Teilen der Wurzel, in welchen die Interkutis ganz unverkorkt oder nur in einzelnen Zellen verkorkt war; die Intermediärzone der Endodermis trat hier erst in dem Teile auf, in welchem die Interkutis völlig verkorkt war. Bei nicht zu alten, längeren Wurzeln von Ricinus lag dagegen die Endodermis-Intermediärzone schon in einer Wurzelstrecke, in welcher die Interkutis noch ganz unverkorkt war. Die nachfolgenden, auf untersuchte Wurzeln von Zea Mais und Ricinus bezüglichen Tabellen bieten einige Beispiele für das Gesagte:

XIV. **Zea Mais.**

Hauptwurzel von 37 cm Länge.

	Wurzelzonen von 1—10 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 10—15 cm Spitzenabstand	Wurzelzone von 20 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 24—25 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 25—32 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 32—37 cm Spitzenabstand
Epiblem	lebend		plasmafrei			
Interkutis	unverkorkt	partiell verkorkt			völlig verkorkt	
Endodermis	im Primärstadium			im Intermediärstadium		im Tertiärstadium

XV. **Zea Mais.**

Hauptwurzel von 40 cm Länge.

	Wurzelzonen von 1—20 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 20—25 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 25—30 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 30—35 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 35—37,5 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 37,5—40 cm Spitzenabstand
Epiblem	lebend	lebend (?)	plasmafrei			
Interkutis	unverkorkt		partiell verkorkt	völlig verkorkt		
Endodermis	im Primärstadium				im Intermediärstadium	im Tertiärstadium

XVI. **Zea Mais.**

Wurzelzweig von 9 cm Länge.

	Wurzelzonen von 0,5—5 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 5—9 cm Spitzenabstand
Epiblem	lebend	
Interkutis	unverkorkt	partiell verkorkt
Endodermis	im Primärstadium	im Intermediärstadium

XVII. **Ricinus communis.**

In 0,2-proc. Knopscher Nährlösung gewachsene Hauptwurzel von 27,5 cm Länge.

	Wurzelzonen v. 0,5—21 cm Spitzenabstd.	Wurzelzonen v. 21—24 cm Spitzenabstd.	Wurzelzonen v. 24—26,5 cm Spitzenabstd.
Epiblem	lebend	plasmafrei	
Interkutis	unverkorkt		
Endodermis	im Primärstadium		im Intermed.-stadium

XVIII. **Ricinus communis.**

Erdwurzel von 30 cm Länge.

	Wurzelzonen von 0,5—24 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 24—26 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 26—29 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 29—30 cm Spitzenabstand
Epiblem	lebend	kollabiert		
Interkutis	unverkorkt		partiell verkorkt	völlig verkorkt
Endodermis	im Prim.-stadium	im Intermediärstadium		im Tert.-stadium

Wurzeltypus 4. Epiblem, Φ-Zellen-Hypodermis oder keine Hypodermis, Endodermis vom Typus 4 (s. S. 109 und Wurzelschema 4, Taf. VI.). Phaseolus communis, Cannabis sativa, Geranium rotundifolium. Vermutlich gehören unter diesen Typus zahlreiche Dikotyledonen mit ausgiebigem Dickenwachstum in der Wurzel.

Das Epiblem scheint bei den Wurzeln des vorliegenden Typus dieselbe Lebendauer zu besitzen wie die gesamte primäre Rinde. Der Intermediärzustand der Endodermis tritt nach meinen Beobachtungen gleichzeitig mit der Anlage des Cambiums auf. Im Sekundärzustand grenzt die Endodermis an totes Rindenparenchym oder direkt an die äussere Umgebung der Wurzel. An die Stelle der Endodermis tritt später die aus dem Pericambium entstehende Korkschicht.

Wurzeltypus 5a. Epiblem, mehrschichtige einheitliche Interkutis, Endodermis vom Typus 2 (s. S. 105 und Wurzelschema 5a, Taf. VI) Hedychium Gardnerianum.

Die drei Schichten verhalten sich bei längeren Wurzeln folgendermassen. Im jüngsten Teile der Wurzeln ist das Epiblem lebend, die Interkutis völlig unverkorkt, die Endodermis im Primärstadium. An diesen Teil der Wurzel schliesst sich eine nächstältere Wurzelzone an, in welcher das Epiblem zum Teil noch lebend ist, und die Interkutis successive und zwar anfänglich mit Freihaltung unverkorkter Durchlassstellen verkorkt. Die Endodermis ist in dieser zweiten Wurzelregion noch völlig im Primärstadium oder geht im ältesten Teile der Region in den Intermediärzustand über. In einer dritten nächstälteren Wurzelregion, welche bis zur Wurzelbasis reicht, ist das Epiblem kollabiert, die Interkutis völlig verkorkt und die Endodermis im Intermediärzustand. Die Durchgangsstellen der Endodermis bestehen in diesem ältesten Teil der Wurzel aus relativ wenigen, einzeln liegenden Zellen. Die nachfolgende Tabelle gibt für eine 25 cm lange Nebenwurzel von Hedychium Gardnerianum die Länge der verschiedenen Zonen an, von denen eben gesprochen wurde.

XIX. **Hedychium Gardnerianum.**

Nebenwurzel von 25 cm Länge.

	Wurzelzonen von 0—5 cm Spitzenabst.	Wurzelzonen von 5—7,5 cm Spitzenabst.	Wurzelzonen von 7,5—10 cm Spitzenabst.	Wurzelzonen von 12—15 cm Spitzenabst.	Wurzelzonen von 15—17 cm Spitzenabst.	Wurzelzonen von 17—20 cm Spitzenabst.	Wurzelzonen von 20—25 cm Spitzenabst.
Epiblem	lebend			kollabiert			
Interkutis	unverkorkt	die Aussenschicht verkorkt mit Freihaltung von Durchlasstellen	die erste und zweite Schicht verkorkt	die erste, zweite und dritte Schicht verkorkt		die vier äussersten Schichten verkorkt	alle Schichten (5—6) verkorkt
Endodermis	im Primärzustand			im Intermediärzustand			

Wurzeltypus 5b. Epiblem, mehrschichtige einheitliche Interkutis, Endodermis vom Typus 4 (s. S. 109 u. Wurzelschema 5b, Taf. VI.). Canna indica, Phoenix dactylifera.

Dieser Typus unterscheidet sich von dem vorhergehenden nur dadurch, dass die Endodermis der zu ihm gehörigen Wurzeln ausser der Intermediärzone noch eine Tertiärzone ausbildet. Längere Wurzeln dieses Typus lassen sich nach der Art der Ausbildung der drei Schichten in vier Zonen

gliedern. Im jüngsten Teile längerer Wurzeln ist wie beim vorhergehenden Typus das Epiblem lebend, die Interkutis völlig unverkorkt, die Endodermis im Primärstadium. In einer nächstälteren Wurzelregion ist das Epiblem lebend und die Interkutis befindet sich im Zustand successiver Verkorkung, mit anfänglicher Offenhaltung von unverkorkten Zellpartien (siehe S. 61). Die Endodermis dieser Region ist noch im Primärstadium. In einer dritten nächstälteren Wurzelzone ist das Epiblem kollabiert, die Interkutis allseitig verkorkt und die Endodermis im Intermediärstadium. Im ältesten Teile der Wurzel befindet sich die Endodermis im Tertiärstadium, die Interkutis ist allseitig verkorkt, das Epiblem kollabiert oder abgestossen. Die Länge der besprochenen Wurzelzonen geben für zwei Fälle die nachstehenden Tabellen an. Die erste derselben bezieht sich auf eine 40 cm lange, bis in eine Region von 10 cm Spitzenabstand unverzweigte Nebenwurzel von Canna indica.

XX. **Canna indica.**

Nebenwurzel von 40 cm Länge.

	Wurzelzonen von 0–5 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 5—12 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 12—20 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 20—40 cm Spitzenabstand
Epiblem	lebend		kollabiert	
Interkutis	unverkorkt	partiell verkorkt	allseitig verkorkt	
Endodermis	im Primärstadium		im Intermediärstad.	im Tertiärstadium

Die folgende Tabelle bezieht sich auf eine 66 cm lange, spärlich verzweigte Nebenwurzel einer jungen (Keim-) Pflanze von Phoenix dactylifera.

XXI. **Phoenix dactylifera.**

Nebenwurzel von 66 cm Länge.

	Wurzelzonen von 0—2,75 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 2,75–8 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 8—10 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 10—15 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 15—66 cm Spitzenabstand
Epiblem	Lebensdauer nicht untersucht. Membrangerüst verholzt, bis zur Wurzelbasis erhalten				
Interkutis	unverkorkt	im Zustand successiver Verkorkg.	allseitig verkorkt		
Endodermis	im Primärstadium			im Intermediärstadium	im Tertiärstadium

Zum vorliegenden Typus könnten vielleicht auch die Nebenwurzeln von Ananassa macrodontes gerechnet werden, wobei aber zu beachten ist, dass dieselben im Bau der drei Zellschichten sich sehr den Wurzeln des nächsten Typus nähern. Die starke Interkutis der Nebenwurzeln ist auch an jungen Wurzeln in allen Schichten verkorkt und die Zone des Primärstadiums und des Intermediärstadiums nach dem S. 116 Gesagten immer sehr klein.

Wurzeltypus 5c. Epiblem, mehrschichtige einheitliche Interkutis, Endodermis vom Typus 5 (s. S. 115 u. Wurzelschema 5c, Taf. VI.). Phragmites communis (Nebenwurzeln, die im Wasser gewachsen sind).

Das Epiblem ist bei den zum vorliegenden Typus gehörigen Wasserwurzeln von Phragmites

communis in kürzere und längere Zellen differenziert. An längeren Wurzeln waren die kürzeren Aufzellen in einer Region von 10 cm Spitzenabstand noch alle plasmahaltig; in einer Region von 15 cm Spitzenabstand waren sie in geringerer Zahl, in einer Region von 20 cm Spitzenabstand fast alle plasmafrei. Die längeren Aufzellen scheinen ihre Protoplasten früher als die kurzen zu verlieren. Die Interkutis ist in allen ihren Schichten bei längeren wie kürzeren Wurzeln schon in einer Region von 1 cm Spitzenabstand völlig verkorkt (s. S. 62), und die Endodermis geht in einer unmittelbar über dem Meristem liegenden Zone in das Tertiärstadium über (s. S. 115).

B. Typen mit Kurzzellen-Interkuten.

Wurzeltypus 6. Epiblem oder mehrschichtige Aufzellenhaut, Kurzzellen-Interkutis, Endodermis vom Typus 1 (s. S. 105 u. Wurzelschema 6, Taf. VI). Crinum giganteum, Lycoris radiata, Vallota purpurea, Eucharis grandiflora, Acorus Calamus.

Von den untersuchten Wurzeln des vorliegenden Typus führen Crinum giganteum, Lycoris radiata, Vallota purpurea mehrschichtige Aufzellenhäute, die anderen Epibleme. Alle hier vorkommenden Wurzelhäute besitzen verholzte Membranen, welche bei den Pflanzen dieses Typus — mit Ausnahme von Acorus Calamus — bis zur Wurzelbasis erhalten bleiben, während die Protoplasten der Wurzelhaut relativ früh verloren gehen. Die Wurzelhäute sind anscheinend schon in einer Zone von sehr geringem Spitzenabstand funktionsfähig; die Interkutis-Langzellen verkorken etwa in einer Zone, in welcher der Casparysche Streifen auftritt. Die nachstehenden Angaben zeigen für einige Fälle, in welchen Regionen die drei Schichten ihre endgültige Differenzierung erhalten.

XXII.

	Die Differenzierung der Wurzelhaut in ihre Einzelschichten war beendet in einer Wurzelzone von einem Spitzenabst. von	Die ersten Wurzelhaare traten auf in einer Zone von einem Spitzenabstand von	Die ersten (jüngsten) verkorkten Langzellen der Interkutis lagen in einer Zone von einem Spitzenabstand von	Der Casparysche Streifen trat auf in einer Zone von einem Spitzenabstand von
Crinum gigantum	0,7 cm	—	1 cm	0,5—1 cm
Lycoris radiata	0,8 cm	0,8—1 cm	0,9—1 cm bei älteren Wurzeln; 2 cm bei jüngeren Wurzeln	1,5 cm
Vallota purpurea	0,5 cm	0,5—0,7 cm	0,5—0,7 cm	0,5 cm

Wurzeltypus 7. Epiblem, Kurzzellen-Interkutis, Endodermis vom Typus 2 (s. S. 105 u. Wurzelschema 7, Taf. VI). Nebenwurzeln von Caladium hybridum und Vincetoxicum officinale. Wurzelzweige von Asparagus plumosus, Asp. officinalis, Iris germanica, I. pumila, I. florentina, I. pallida, I. squalens, I. sambucina.

Bei den Wurzeln des vorliegenden Typus erlangen Epiblem und Kurzzellen-Interkutis ungefähr gleichzeitig in einer Wurzelregion von etwa 1—2 cm Spitzenabstand ihre typische Ausbildung. Die Endodermis bleibt im jüngeren Teile der Wurzeln völlig im Primärzustand und legt erst in einer Zone von grösserem Spitzenabstand die Intermediärzone an, z. B. bei Caladium hybridum in einem Falle in einer Region von 6,5 cm Spitzenabstand, bei Vincetoxicum officinale in einem Falle in einer Region von 10 cm Spitzenabstand.

Wurzeltypus 8. Epiblem oder mehrschichtige Aufzellenhaut, gemischte Interkutis, Endodermis vom Typus 2. (S. S. 105 und Wurzelschema 8, Taf. VI.) Nebenwurzeln von Iris germanica, I. pumila, I. florentina, I. pallida, I. squalens, I. sambucina, Asparagus officinalis, A. plumosus (sämtlich mit Epiblem), A. Sprengeri (mit mehrschichtiger Aufzellenhaut).

Jüngere, nur einige Centimeter lange Wurzeln dieses Typus sind in ihrer ganzen Länge mit lebendem Epiblem bedeckt; ihre Interkutis hat von den Zellen ihrer sämtlichen Schichten nur die Langzellen der Aussenschicht verkorkt, die zugehörige Endodermis befindet sich ganz im Primärstadium oder hat neben der Primärzone nur in ihrem ältesten Teile eine kurze Intermediärzone entwickelt (vergl. S. 69). In diesem Entwicklungsstadium gleichen also die Wurzeln hinsichtlich des Rindenbaues ganz den Wurzeln des vorhergehenden Typus. Ältere Wurzeln führen nur in ihren jüngeren Teilen lebendes Epiblem, gewöhnlich nur bis in eine Region von 8—12 cm Spitzenabstand. In dieser mit lebendem Epiblem versehenen Wurzelzone ist die Interkutis wiederum nur in den Langzellen der Aussenschicht verkorkt und die Endodermis ganz oder bis auf eine kleinere, auf den ältesten Teil der fraglichen Wurzelregion beschränkte Zone des Intermediärstadiums im Primärstadium. In dem Teile älterer Wurzeln, welcher sich an diese jüngere Region anschliesst und bis zur Wurzelbasis reicht, ist die Wurzelhaut kollabiert, die Interkutis in allen ihren Schichten verkorkt und die Endodermis völlig im Intermediärstadium. Die beiden folgenden Tabellen zeigen für zwei von mir untersuchte Fälle, wie sich bei längeren Wurzeln von Asparagus Sprengeri und Iris germanica diese Verhältnisse gestalten.

XXIII. **Asparagus Sprengeri.**

Normale (nicht knollig verdickte) Nebenwurzel von 25 cm Länge.

	Wurzelzone von 1 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 1—6 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 6—12 cm Spitzenabstand	Wurzelzonen von 12—25 cm Spitzenabstand
Wurzelhaut	Auftreten der jüngsten Haare	lebend		lebende Protoplasten nicht mehr nachzuw.
Interkutis	völlig unverkorkt	nur die Langzellen der Aussenschicht sind verkorkt		alle Schichten sind verkorkt
Endodermis	Auftreten des Casparyschen Streifens	im Primärstadium	im Intermediärstadium	

XXIV **Iris germanica.**

Unverzweigte Nebenwurzel von 25 cm Länge.

	Wurzelzonen mit einem Spitzenabstand von						
	0,7 – 1,5 cm	1,5—2,0 cm	2—3 cm	3—6 cm	6—7 cm	7 – 12 cm	12—25 cm
Epiblem	lebend		Auftreten d. jüngst. Haare	lebend			kollabiert
Interkutis	völlig unverkorkt	nur die Langzellen der Aussenschicht sind verkorkt				Beginn der Verkorkung der Innenschichten	alle Schichten sind verkorkt
Endodermis	Auftreten d. Casparysch. Streifens	im Primärstadium			im Intermediärstadium		

Bei ganz alten, reich verzweigten Wurzeln des vorliegenden Typus, welche an keiner Stelle ihrer Oberfläche noch lebende Aufzellen führen, ist die gesamte Interkutis in allen ihren Schichten verkorkt und die zugehörige Endodermis in allen Zonen der Wurzeln im Intermediärstadium.

An den vorliegenden Typus kann Hemerocallis fulva angeschlossen werden. Die Nebenwurzeln dieser Pflanze sind mit Epiblem, einer gemischten Interkutis und einer Endodermis vom Typus IV. (S. S. 109) versehen und verhalten sich in Bezug auf die Ausbildung des Epiblems und der Interkutis ganz wie die oben genannten Nebenwurzeln des Typus 8; sie weichen von letzteren nur dadurch ab, dass bei ihnen die Endodermis in den ältesten Teilen der Wurzel über der Intermediärzone noch eine Tertiärzone ausbildet.

II. Wurzeltypen mit Velamen.

Wurzeltypus 9. Velamen, Kurzzellen-Interkutis, Endodermis vom Typus 1. (S. S. 105 und Wurzelschema 9, Taf. VI.) Agapanthus praecox, Clivia nobilis, Clivia miniata, Crinum amabile, Haemanthus Lindeni, Pancratium caribocum.

Die drei in Frage kommenden Zellschichten erlangen hier ungefähr gleichzeitig ihre endgültige Ausbildung. Das Velamen ist bei etwas älteren Wurzeln in seiner typischen Form schon in der unmittelbar hinter der Wurzelhaube liegenden Region vorhanden; bei ganz jungen Wurzeln erreicht es die definitive Ausbildung erst in einer Zone von etwas grösserem Spitzenabstand, welcher aber nach meinen Beobachtungen kaum grösser wird als 1,5—2,5 cm (s. S. 27). Die Interkutis besitzt in der Zone, in welcher die Differenzierung des Velamens eben vollendet ist, schon verkorkte Langzellen und eventuell auch die charakteristischen Verdickungen der Kurzzellenaussenwände. Auch die Endodermis geht schon in nächster Nähe des Meristemkegels in den Primärzustand über. Alle drei Zellschichten behalten in allen Teilen der Wurzel und in jedem Alter derselben gleichen Bau. In einigen Fällen werden Velamen und Interkutis der ältesten Wurzelregionen streckenweise durch partielle Korkbildung abgeworfen.

Wurzeltypus 10a. Velamen, Kurzzellen-Interkutis, Endodermis vom Typus 2. (S. S. 105 und Wurzelschema 10a, Taf. VI.) Aspidistra elatior.

An jungen, lebhaft wachsenden Wurzeln von Aspidistra elatior verliert das Velamen seine Protoplasten in Zonen von 2—3 cm Spitzenabstand. Die jüngsten verkorkten Langzellen der Interkutis treten in einer Zone von 1,5—2 cm auf; die Grenze zwischen Primärzustand und Intermediärzustand der Endodermis fand ich in einer Region von 3—4 cm Spitzenabstand. An älteren Wurzeln verhalten sich anscheinend die drei Zellschichten nicht anders wie an jüngeren Wurzeln.

Wurzeltypus 10b. Velamen, Kurzzellen-Interkutis und Endodermis vom Typus 3. (S. S. 109 und Wurzelschema 10b, Taf. VI.) Anthurium Andraeanum (Luftwurzeln). Ganz allgemein scheinen zum vorliegenden Typus zu gehören die Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen und Araceen.

Wie beim Typus 9 erlangen hier die drei Zellschichten nahezu gleichzeitig in einer Zone von sehr geringem Spitzenabstand ihre endgültige Ausgestaltung, so z. B. bei den Luftwurzeln von Anthurium Andraeanum nach meinen Beobachtungen in einer Zone von 0,5—1,5 cm Spitzenabstand. Die Endodermis geht bei sehr jungen Wurzeln der genannten Pflanze erst in einer Zone von 2 bis 3 cm Spitzenabstand in den Intermediärzustand über. Die an älteren Teilen der Araceenluftwurzeln

streckenweise auftretende lokale Korkbildung scheint Änderungen im Bau der Endodermis nicht nach sich zu ziehen. Im Anschluss an diesen Typus können die Wurzeln von Funkia ovata und Funkia Sieboldiana genannt werden. Diese unterscheiden sich hinsichtlich der Morphologie der drei Zellschichten nur dadurch von den Wurzeln des Typus 10 b, dass sie an Stelle des Velamens ein Epiblem führen.

III. Typen anormaler Wurzeln.

Wurzeltypus 11. Epiblem, Endodermis vom Typus 1. Hypodermis fehlt (S. S. 105 und Wurzelschema 11, Taf. VI.) Hydrocharis Morsus Ranae, Stratiotes aloides.

Das Epiblem ist bei Hydrocharis und Stratiotes in kürzere Haarzellen und längere haarlose Zellen differenziert. Die Endodermis tritt bei Hydrocharis in einer Region von 2,5—3 cm Spitzenabstand, also im Verhältnis zu den Endodermen der Bodenwurzeln relativ spät in das Primärstadium ein. Das Rindenparenchym der Wurzeln ist chlorophyllführend. Die Wurzeln dieses Typus scheint man nicht als normale Wurzeln ansehen zu dürfen; sie haben nicht dieselbe Arbeitsleistung zu vollbringen wie die normalen Wurzeln, weil die zu ihnen gehörigen Blatt- und Achsenorgane Wasser und Nährstoffe wohl in nicht unbeträchtlichem Masse selbst aufnehmen werden.

VIII. Die morphologischen Ergebnisse der Arbeit unter dem Gesichtspunkte der Hypothese von Herrn Prof. Arthur Meyer.

Wie in der Einleitung (S. 1) gesagt wurde, ist die vorliegende Arbeit unter dem Gesichtspunkt einer Hypothese von Herrn Prof. A. Meyer in Angriff genommen worden. Diese Hypothese, welche für die Disposition der Arbeit stets im Auge behalten worden ist, sprach Herr Prof. Meyer folgendermassen aus:

„Die kutisierten und die verkorkten Membranstellen dienen in allen Fällen bei der Wurzelhypodermis, der Endodermis und den Aufzellen in erster Linie zur Herstellung eines relativen Abschlusses gegen das Hindurchtreten von den in Wasser gelösten Salzen und löslichen Reservestoffen durch die Membran.

Diese Stoffe würden in der gewöhnlichen Zellmembran sich bewegen können und so sowohl von Gewebe zu Gewebe, als auch in das die Wurzel umgebende Substrat gelangen können, wenn nicht die Membranen an bestimmten Stellen durch „Verschlussmassen“ für diese Stoffe relativ undurchlässig gemacht würden. Derartige Verstopfungen müssen also da eintreten, wo die Protoplasten allein den unerwünschten Austritt von Nährstoffen und Salzen in das umgebende Substrat, oder nach Nachbargeweben nicht genügend verhindern könnten.

Der Protoplast wird in seiner Funktion, den Austritt von Reservestoffen und Salzen nach Nachbarzellen oder dem Substrate zu regulieren, dann, wenn es zweckmässig erscheint, unterstützt

durch die Verkorkung seiner ganzen Zellmembran. Diese Verkorkung wird also in den genannten Scheiden hauptsächlich dann eintreten, wenn die von den Scheiden umgebenen Gewebe relativ wenig oder keine Reservestoffe und Salze mehr an die Umgebung abgeben sollen und keine aufzunehmen haben.

Selbstverständlich erscheint es, dass die Scheidenzellen mit verkorkten Membranen, (also nicht der Casparysche Streifen) auch auf den Wasserein- und Austritt einen gewissen, mehr oder weniger grossen Einfluss ausüben, jedoch ist diese Leistung nur als eine Nebenleistung zu betrachten und meist nicht von wesentlichem Einfluss auf die Ausgestaltung der Morphologie der Wurzel."

Nachdem die Ergebnisse der unter dem Gesichtspunkt dieser Hypothese angestellten Untersuchungen vorliegen, erscheint die Frage berechtigt, ob die Hypothese geeignet ist, die von der Morphologie an die Hand gegebenen Tatsachen befriedigend und besser zu erklären, als andere Hypothesen. Physiologische Untersuchungen, welche sich auf diese Hypothese beziehen, sind von Herrn Prof. A. Meyer in Angriff genommen und die Resultate derselben werden später veröffentlicht werden.

Wir beginnen die Diskussion der obengenannten Frage zweckmässig mit einer kurzen Übersicht über unsere wesentlichen Kenntnisse von den uns hier interessierenden physikalischen Eigenschaften der Korkstofflamellen, des Casparyschen Streifens und der Metadermwandungen. Es interessieren uns erstens die Durchlässigkeitsverhältnisse der genannten Membranen für gelöste Reservestoffe und Salze, zweitens die Durchlässigkeitsverhältnisse der Membranen für Wasser und drittens, wegen der noch zu besprechenden Ansicht Schwendeners von der mechanischen Bedeutung verkorkter Wände, auch die mechanischen Eigenschaften der Membranen.

Berücksichtigen wir zunächst die Frage der Permeabilität der Korkstofflamellen für gelöste Salze und Nährstoffe. Obwohl uns eingehende Untersuchungen über diese Eigenschaft nicht in genügender Anzahl zur Verfügung stehen, wissen wir doch aus Angaben Pfeffers (1897, S. 100) und anderer, dass wenigstens die kutisierten Lamellen, die Kutikula und die Suberinlamellen einiger Korke relativ, aber nicht absolut impermeabel sind für gelöste Salze; wir wissen auch, dass Abstufungen dieser relativen Impermeabilität vorkommen, dass z. B., wie Pfeffer (1897, S. 101) sagt, „im allgemeinen die Kutikula der in Luft befindlichen Pflanzenteile viel schwieriger permeabel ist als die submerser Pflanzenteile". Wie sich aber die uns besonders interessierenden Suberinlamellen der Endodermzellen in dieser Beziehung verhalten, ist, da meines Wissens genauere spezielle Untersuchungen hierüber nicht vorliegen, noch nicht sicher bekannt. Doch ergibt sich aus Versuchen Schwendeners wenigstens für einige, ältere Tertiärendodermzellen betreffende Fälle, dass diese Lamellen für manche gelöste Stoffe, so für das von Schwendener (1882, S. 109) benutzte Jod und Tannin undurchlässig sind.

Am wenigsten sind wir über die diosmotischen Eigenschaften des Casparyschen Streifens unterrichtet. de Vries (1886, S. 60) hat angegeben, dass Eosinlösungen vom Leitbündel der Wurzel nicht nach der Rinde übertreten, so lange die Endodermis lebend ist, sagt aber leider nicht, ob der Casparysche Streifen bei derartigen Versuchen eine undurchlässige Schranke für die Membranwanderung des Eosins bildete oder nicht. Haberlandt (1896, S. 319), welcher der Meinung ist, dass der Casparysche Streifen verkorkt sei und dass de Vries bewiesen habe, dass dieser Streifen den Durchtritt des Wassers verhindere, schliesst allerdings, dass der Casparysche Streifen natürlich auch auf die Wanderung gelöster Stoffe hemmend einwirke. Doch kann dieser Schluss nicht mehr ohne weiteres Geltung behalten, da wir jetzt wissen, dass der Casparysche Streifen nicht kutisiert ist und wir festhalten müssen, dass die Versuche von de Vries (1886, S. 55 ff.), soweit sie die Wirksamkeit der Endodermis als Druckgrenze erweisen sollen, nicht ganz einwandfrei sind.

Die diosmotischen Eigenschaften der Metadermwandungen streifen wir später.

In zweiter Linie kommen unsere Kenntnisse über das Verhalten der Membranen gegen Wasser in Frage. Dass die kutisierten Lamellen der Epidermen und die verkorkten Membranen des Periderms für Wasser und Wasserdampf impermeabel sind, ist bekannt. Es ist aber ebenfalls erwiesen, dass es sich hierbei stets um eine relative Impermeabilität handelt. Pfeffer (1897, S. 101) sagt geradezu, dass „überhaupt kein Kork und keine Kutikula absolut impermeabel für Wasser ist".

Die Intensität dieser relativen Impermeabilität stellt augenscheinlich eine auch nicht annähernd konstante Grösse vor, sondern tritt in sehr erheblichen Abstufungen bei den verschiedenen Pflanzen, ja bei verschiedenen Organen auf. Über den Grad der Wasserundurchlässigkeit der uns interessierenden Korkstofflamellen der Interkuten und der Endodermen sind spezielle Untersuchungen meines Wissens noch nicht angestellt worden. Für einzelne Fälle kann man aus dem natürlichen Verhalten schliessen, dass unter Umständen die Scheiden selbst, d. h. die Interkuten und die Endodermen relativ impermeabel für Wasser sein müssen, nämlich aus dem Umstand, dass sowohl die Interkuten wie die Endodermen bei manchen Pflanzen die Funktionen der oberirdischen Epidermen der Achsen zeitweise übernehmen. Aber selbst wenn man zugibt, dass die Beschaffenheit der Suberinlamellen die Scheiden zu diesen Funktionen befähigt — was übrigens noch nicht mit absoluter Notwendigkeit für alle Fälle zu folgern ist — so muss man doch festhalten, dass durch diese Vorkommnisse eine (gewisse) Impermeabilität der Lamellen für Wasser entweder nur für Spezialfälle, so z. B. für die Suberinlamellen der Luftwurzelinterkuten, oder doch nur für einen älteren Zustand der Lamellen solcher Zellen erwiesen ist, die in besondere und lange nicht für die Interkuten und Endodermen allgemein charakteristische Verhältnisse geraten sind. Wir können aus derartigen Vorkommnissen nicht schliessen, inwieweit die Suberinlamellen der in normalen Verhältnissen — d. h. in allseitiger Kommunikation mit aktiven Zellschichten — befindlichen Interkutis- und Endodermis-Zellen wasserundurchlässig sind. Die zitierten Versuche Schwendeners (1882, S. 109), welche unseres Erachtens nur beweisen, dass (gelöstes) Jod und Tannin durch die Suberinlamellen der Tertiärendodermzellen nicht hindurchwandern, können diese Frage auch nicht zur Zufriedenheit beantworten.

Ob der Casparysche Streifen impermeabel für Wasser ist oder nicht, lässt sich nach unseren heutigen Kenntnissen noch gar nicht entscheiden, denn die frühere Annahme von der Verkorkung oder Kutisierung des Streifens, von welcher Annahme noch de Vries (1886, S. 58) ausgehen konnte, ist nach dem S. 94. Gesagten nicht mehr aufrecht zu erhalten.

Bezüglich der diosmotischen Eigenschaften der Metadermwandungen sind wir völlig auf Vermutungen angewiesen. Pfeffer (1897, S. 100) sagt, dass die unter der Bezeichnung „Holzgummi" zusammengefassten Substanzen, welche unseres Erachtens den metadermisierenden Substanzen nahe stehen, vielleicht mit ihnen identisch sind, „bei der Herstellung der schwierigen Permeabilität alter Holzzellen" vielfach mitzuwirken scheinen.

Bezüglich der mechanischen Eigenschaften der Korkstofflamellen verdanken wir einige wesentliche Angaben namentlich Schwendener (1882, S. 136 ff.). Seine Versuche haben gezeigt, dass die Kutikula, bezw. die kutisierten Lamellen mancher Epidermen, z. B. der von Yucca aloëfolia, ausgezeichnet sind durch sehr geringe Ausdehnungsfähigkeit und relativ grosse Festigkeit. Die gleichen Eigenschaften wurden von Schwendener (l. c.) und später von Haberlandt (1896, S. 121) für die Membranen einiger Korke nachgewiesen. Dagegen besitzen wir keine sicheren Angaben

über die mechanischen Eigenschaften der Korkstofflamellen der Interkuten und Endodermen. Die nach dieser Richtung von Schwendener (l. c.) angestellten Versuche führten „wegen der Schwierigkeit der Querschnittsbestimmung und der Schwierigkeit der Präparation zu keinem befriedigenden Resultat". Es muss aber festgehalten werden, dass wir die an den Korkstofflamellen einzelner speziell untersuchter Epidermen und Korke festgestellten Eigenschaften nicht ohne weitere Prüfung allgemein auf die Suberinlamellen der Endodermen übertragen können. Keinesfalls dürfen wir den Casparyschen Streifen, auf dessen physikalische Eigenschaften es Schwendener wesentlich ankommt, mit den Korkstofflamellen der Epidermen und Korke vergleichen, weil er, wie schon wiederholt betont wurde, sich stofflich weitgehend von diesen Lamellen unterscheidet. Bezüglich der Beurteilung der mechanischen Eigenschaften der Metadermwände fehlen uns alle Anhaltspunkte.

Aus dem Vorgesagten ergibt sich, dass unsere Kenntnisse von den die Hypothese berührenden physikalischen Eigenschaften der Korkstofflamellen und des Casparyschen Streifens durchaus nicht weitgehend genug sind, um hieraus allein sichere Schlüsse über die diosmotischen und mechanischen Leistungen dieser Lamellen ziehen und so auf kürzestem Wege zu einem richtigen Urteil über den Wert der Hypothese gelangen zu können.

Als günstig für die Bedeutung der Hypothese dürfen wir immerhin ansehen, dass ihr keine der sicher bekannten physikalischen Eigenschaften der Korkstofflamellen widerspricht und dass sie durch einige der wenigen bekannten Merkmale so z. B. durch die sich aus Schwendeners Versuchen (1882, S. 109) ergebende Impermeabilität einzelner Endodermis-Suberinlamellen für gelöste Stoffe (Jod, Tannin) sogar gestützt wird. Wir dürfen also, wenn wir von einigen früheren zur vorliegenden Frage geäusserten Ansichten zunächst absehen, ungehindert die Richtigkeit der Hypothese des Herrn Professor Meyer voraussetzen und auf ihrer Grundlage nach einer Erklärung für die Tatsachen der Morphologie suchen. Zweckmässig halten wir uns dabei direkt an die Besprechung der drei uns interessierenden Zellschichten.

Nach unseren Erfahrungen besteht das Epiblem in der grössten Zahl der Fälle aus Zellen, deren Wände jede Korkstoffeinlagerung vermissen lassen. (S. S. 14—18.) Seltener findet sich bei den Aufzellen schwache Kutisierung der Membran oder nur einer Lamelle derselben vor (Siehe die S. 14 u. 18 angegebenen Beispiele); nie wurde direkte Verkorkung der Wand beobachtet.

Diese Befunde sind vom Boden unserer Hypothese aus leicht verständlich, wenn man berücksichtigt, dass die Hauptfunktion der lebenden Aufzellen in einer ausgedehnten Absorptionstätigkeit bestehen muss. Für eine derartige Leistung erscheint die oben zuerst genannte Einrichtung, bei welcher die Membranen der absorbierenden Aufzellen von Korkstoffen, d. h. von Verschlussmassen völlig frei sind, als die zweckmässigste, weil hier die Nährstofflösung des Bodenwassers durch die leicht permeablen Membranen ungehindert zum Protoplasten der absorbierenden Zelle vordringen und andererseits von diesem auch leicht wieder an die Nachbarzellen abgegeben werden kann. In diesen Fällen ist eine nahezu einseitige Anpassung der Zellstruktur an die Absorptionstätigkeit der Zelle eingetreten, wobei allerdings gleichzeitig eine Herabsetzung der stoffregulatorischen Fähigkeiten der Zelle erfolgt ist. Denn diese könnte, wenn vom Rindenparenchym gelöste Nährstoffe und Salze eindringen würden, schwerlich verhindern, dass diese Substanzen durch ihre Radialwände auch in das die Wurzel umgebende Substrat austräten. Daher ist es verständlich und steht im Einklange mit der Hypothese, dass wir bei allen Pflanzen, bei denen wir die Aufzellwände völlig korkstofffrei fanden, auch eine mehr oder minder starke Interkutis beobachteten, welche die Aufzellen von

der direkten Wechselwirkung mit dem nährstoffführenden Parenchym ausschliesst und den Durchtritt von Stoffen nach den Aufzellmembranen verhindert.

Die Fälle, in denen wir Kutiserung einzelner oder aller Wände der Aufzellen nachweisen konnten, lassen sich durch die Hypothese bis zu einem gewissen Grade ebenfalls erklären. Bei einem Teil der in Frage kommenden Pflanzen fehlt die Interkutis völlig, so bei Geranium rotundifolium, oder es ist eine Interkutis vorhanden, die erst sehr spät und unvollkommen verkorkt wie bei Ricinus communis. Bei diesen Pflanzen verhindert die Kutisierung, dass die Wandungen der Aufzellen zu Austrittsstellen für die in den Membranen der Wurzelrinde kursierenden Nährstoffe werden. Genügen würde zu diesem Zwecke die Kutisierung der Radialwände, wie dies bei Arundinaria japonica anscheinend der Fall ist (s. S. 17), oder die Kutisierung einer ununterbrochenen Lamelle der äusseren Tangentialwand der Aufzelle, wie wir letzteres bei Ricinus und Galeopsis beobachtet haben.

Die Wurzeln von Hydrosme Rivieri und Allium Cepa, bei denen ebenfalls Kutisierung der Aufzellen (allerdings wohl mit Ausnahme der Wurzelhaare) konstatiert werden konnte, führen frühzeitig verkorkende Interkuten. In diesen Fällen, für welche die obige Erklärung nicht mehr ausreicht, ist anzunehmen, dass die Kutisierung trotz der Verkorkung der Interkutis bedingt ist durch die Beschaffenheit des Standortes. Hydrosme Rivieri scheint an feuchten Boden angepasst zu sein. Ein feuchtes Nährmedium scheint aber die Bildung von Schutzeinrichtungen gegen Nährstoffverlust, d. h. im Sinne der Hypothese die Kutisierung oder Verkorkung der stoffregulierenden Schichten besonders nötig zu machen. Vielleicht findet auch die an den Aufzellwänden einer Wasserkultur von Allium Cepa beobachtete Kutisierung in solchen Verhältnissen ihre Erklärung. Im allgemeinen ist über die Kutisierung der Aufzellwände noch zu bemerken, dass sie nach der Hypothese die Membranen allerdings auch minder geeignet für die Aufnahme von Bodennährstoffen machen muss. Doch ist die Vermutung naheliegend, dass bei kutisierten Aufzellen die Wurzelhaare, an deren Wänden eine Kutisierung mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden konnte, die bevorzugten Eingangspforten für Bodensalze sind. Dass wir eine direkte Verkorkung der Aufzellen[1]) nicht beobachteten, ist nach dem, was über die Inanspruchnahme der Aufzellen für die Wasser- und Nährstoffaufnahme weiter oben gesagt wurde, besonders leicht zu verstehen.

Die Erklärung der uns interessierenden morphologischen Eigentümlichkeiten der Aufzellen mit Hilfe der Hypothese Meyers bietet also keine Schwierigkeiten. Es wäre dies aber der Fall, wenn wir andere Anschauungen zu Grunde legen wollten. Würde man z. B. die Hauptbedeutung der Kutisierung der Aufzellwände in der Schutzwirkung der kutisierten Lamellen gegen Wasserverlust erblicken wollen, so könnte man schwer verständlich machen, warum die Kutisierung so selten und mitunter gerade bei feuchtstehenden Wurzeln auftritt, während sie bei vielen Trockenbewohnern völlig fehlt.

Wir wollen nun versuchen, die Bedeutung der Hypothese für die Erklärung der Morphologie der hypodermen Zellschichten darzulegen. Um das Verständnis der Struktureigentümlichkeiten dieser Schichten hat man sich schon früher bemüht. Einzelne der Autoren, denen im allgemeinen ein noch unzureichendes Beobachtungsmaterial zur Verfügung stand, sind in der Meinung, dass die hypoderme Zellschicht wenigstens zu einer gewissen Zeit, d. h. nach dem Absterben des Epiblems bei allen Wurzeln verkorkt sei, von der Annahme ausgegangen, dass die Verkorkung der Schicht eintrete, damit die letztere als „sekundäre Epidermis“ wirken könne.

[1]) Die Ausdrücke „Verkorkung, Verkorken“ beziehen sich stets nur auf die Vorgänge, bei denen Korkstoffe in Form einer Suberinlamelle (S. 7) in die Zellmembran eingelagert werden.

Dass hiermit sehr wenig über die Bedeutung dieser Verkorkung und die Funktion der Schicht überhaupt gesagt ist, ist selbstverständlich. Wenn wir die fragliche Ansicht auf diejenigen Hypodermen anwenden, für welche sie wohl noch am meisten Geltung beanspruchen könnte, auf die einschichtigen Interkuten, so ergeben sich sogar hier Widersprüche. Die Interkutis, welche aus völlig verkorkten Zellen besteht, kann nicht in dem Sinne eine „sekundäre Epidermis" werden, dass sie die durch eine ganz andere, gerade unverkorkte Zellart charakterisierte Wurzelepidermis, das Epiblem vertritt. Es könnte sich höchstens darum handeln, dass die Interkutis zur Ausführung der Funktionen der Epidermen oberirdischer Achsen bestimmt wäre. Von den Leistungen dieser Epidermen aber würde sie die mechanischen Funktionen, den Schutz gegen tierische Angriffe etc. nur in den Fällen in vollkommenem Masse übernehmen können, in denen sie nicht nur verkorkt, sondern auch stark verdickt ist. Letzteres ist aber, wie wir wissen, sehr häufig nicht der Fall. Die Interkutis könnte allerdings unter Umständen gegen Transpirationsverluste schützen. Das betont auch Haberlandt (1896, S. 202), welcher von den Langzellen der Kurzzellen-Interkutis sagt: „sie besitzen verkorkte Zellwände und zeichnen sich demnach durch relative Impermeabilität für Wasser aus. Derart verhüten sie die Austrocknung der Luftwurzel in Perioden andauernder Trockenheit." Doch auch diese auf Herabsetzung der Transpiration hinzielende Wirksamkeit kann nur für einzelne und bei weitem nicht für alle Interkuten als bedeutsame Funktion in Frage kommen; so z. B. gar nicht für die sehr häufigen Interkuten der Wasserwurzeln. Die den Funktionen der typischen Achsenepidermen gleichen Leistungen der Hypodermen werden für die Interkuten wohl die Bedeutung von Nebenleistungen haben. Wenn in die Wandungen der Interkutiszellen in der Tat nur deswegen Korkstoffe oder Korkstofflamellen eingeschaltet würden, um den Zellen die Leistungen der Achsenepidermen zu ermöglichen, so wäre es übrigens schwer verständlich, warum diese Korkstoffe nicht wie bei der Achsenepidermis allein in die äussere Tangentialwand, sondern stets ringsum in die gesamte Zellmembran eingelagert werden. Es ist auch von verschiedenen Autoren schon frühzeitig erkannt worden, dass die spezifische Struktur der Interkutiszellen mehr mit der der Endodermiszellen übereinstimmt, und man hat deshalb auch von dieser Seite hin und wieder ausgesprochen, dass die Bedeutung dieser Interkutisstruktur in ihrer Wirkungsfähigkeit für ähnliche Leistungen, wie sie der Endodermis zukommen, liege. Am schärfsten hat dies von Höhnel erkannt, welcher die Fähigkeit der Interkutis, nährstoffregulierend zu wirken, direkt hervorgehoben hat. So sagt v. Höhnel (1877, S. 650) z. B.: „Durch die inhaltsarmen und stärker verkorkten Langzellen wird die Kommunikation von Rinde und Epidermis unterbrochen, während ein energisches Diffusionssystem von letzterer durch die Kurzzellen zu den ebenfalls inhaltsreichen Rindenparenchymzellen stattfindet." v. Höhnel hat also eine ähnliche Auffassung vertreten, wie sie schärfer und allgemeiner ausgesprochen in der leitenden Hypothese dieser Arbeit zum Ausdruck kommt. Wir werden in der Folge sehen, dass man nur mit Hilfe der letzteren Hypothese leicht zu einem vollen Verständnis der morphologischen Charaktere der hypodermen Zellschichten der Angiospermenwurzel gelangt.

Halten wir uns im folgenden unmittelbar an die Ergebnisse dieser Arbeit. Wie an mehreren Stellen gezeigt wurde, bestehen an den Wurzeln mancher Angiospermen die hypodermen Zellschichten aus normalen Parenchymzellen oder *Φ*-Scheidenzellen, in deren Membranen nie Korkstoffe oder metadermisierende Substanzen enthalten sind. Der Umstand, dass die betreffenden Pflanzen mit wenigen Ausnahmen (siehe S. 83), bei denen es sich kaum noch um normale Wurzeln handelt, den Dicotyledonen angehören, gibt schon einen Anhaltspunkt für die Bewertung dieser Tatsache. Es liegen hier nämlich Fälle vor, in denen das primäre Rindenparenchym nur in vorübergehende

Wirksamkeit tritt, in denen Bau und Lebensdauer der oft nur aus wenigen Zellschichten bestehenden primären Rinde zeigen, dass die Hauptfunktion der letzteren im Transport der vom Epiblem aufgenommenen Salz- und Wassermengen besteht. Nebenleistungen von Bedeutung, vor allem speichernde Funktionen hat hier das primäre Rindenparenchym nicht zu erfüllen. Die Gefahr eines Austritts von Nährstoffen aus der Rinde in das Substrat ist unter diesen Umständen relativ gering und die regulierenden Fähigkeiten der Protoplasten und die kutisierten Membranstellen des Epiblems genügen völlig, um ihn zu verhindern. Mit dem Tode des Epiblems aber stirbt gleichzeitig die Rinde ab, während die Endodermis den Zentralstrang abschliesst.

In den sehr seltenen Fällen, in denen Monocotylen eine Interkutis nicht ausbilden, erklärt sich das Fehlen der letzteren aus anderen Ursachen. Es handelt sich dabei wie bei den Wasserpflanzen Stratiotes aloides und Pistia Stratiotes stets um anormale Wurzeln, die ihre Struktur an besondere Verhältnisse angepasst haben und die daher auch nicht mit denen der meisten anderen wasserbewohnenden Angiospermen verglichen werden dürfen.

Die meisten Angiospermen besitzen nach unseren Erfahrungen Interkuten, einige Arten auch Metaderme, welche den Interkuten bis zu einem gewissen Grade gleichzusetzen sind. Charakteristisch für die Struktur der Interkutiszellen ist, wie wir wissen, dass ihre Membranen auf allen Seiten der Zelle verkorkt sind. Die Verkorkung erfolgt in der Weise, dass zwischen den Suberinlamellen benachbarter Zellen nur eine fast ausnahmslos äusserst zarte Lamelle liegt. Diese nie aus reiner Cellulose, sondern ganz oder zum Teil aus anderen Kohlehydraten bestehende, mitunter verholzte Mittellamelle ist in nicht seltenen Fällen, so z. B. bei Hydrosme Rivieri u. a. (siehe S. 47) auch noch mit Korkstoffen imprägniert, d. h. kusisiert. Wir finden also bei den Interkuten beide Schutzeinrichtungen vor, von denen die Hypothese spricht. Die Verkorkung, welche den Protoplasten in seiner regulierenden Tätigkeit unterstützt, tritt immer auf; daneben findet sich bei manchen Interkuten noch eine Kutisierung vor, welche den Stoffverkehr ausserhalb der Protoplasten in der Membran (speziell in der Mittellamelle) eindämmt. Da bei den letzteren Interkuten nach unseren Erfahrungen beide Vorrichtungen nahezu oder völlig gleichzeitig und nie gesondert von einander zur Ausbildung gelangen, so können wir in der nachstehenden Einzelbesprechung die Kutisierung vernachlässigen und letztere hier nur kurz im allgemeinen berücksichtigen. Die bei den Interkuten auftretende Kutisierung findet in ähnlichen Verhältnissen ihre Erklärung wie die zuweilen vorkommende Kutisierung der Epiblemwandungen. Einflüsse des Standortes, Nährstoffreichtum der Rinde, die Beschaffenheit des angrenzenden Gewebes, hier der Wurzelhaut, können einen relativ vollkommenen Abschluss der Interkutis nötig machen. Die von mir beobachteten Fälle von Kutisierung der Mittellamellen stimmen zu dieser Auffassung. Wir konnten die Kutisierung nachweisen bei Wasserwurzeln und feucht stehenden Wurzeln (Trapa natans, Phragmites communis, Phoenix dactylifera[1]), Hydrosme Rivieri, Caladium hybridum), ferner bei Wurzeln mit nährstoffreicher Rinde (Hedychium Gardnerianum) und schliesslich bei Wurzeln, deren Interkutis stets oder zu einer bestimmten Zeit die Grenzschicht des lebendigen Rindengewebes gegen eine plasmafreie Wurzelhaut, die nicht regulierend wirken kann, bildet (Velamenwurzeln, Anthurium Andraeanum, Wurzeln mit nicht kutisiertem, im Alter kollabierendem Epiblem, Zea Mais, Galeopsis ochroleuca, Arundinaria japonica).

Wir können nunmehr den Bau der Interkuten im einzelnen besprechen, wobei wir zunächst auf die einheitlichen Interkuten eingehen wollen. Wie wir wissen, bleiben diese Interkuten bei

[1]) Vergleiche Wieler, Jahrb. für wiss. Botan. 1898, S. 507.

manchen Wurzeln relativ lange völlig korkstofffrei, und zwar handelt es sich dabei stets um einschichtige Interkuten (Zea Mais, Ricinus communis, Helianthus annuus). Erst wenn das Epiblem zu kollabieren beginnt, erfolgt hier eine Verkorkung, die sich anfangs auf einzelne, sehr bald auf alle Zellen erstreckt. Diese Fälle betreffen Wurzeln, die in ihrer Morphologie und Physiologie den interkutisfreien Dikotylenwurzeln nahe stehen. Aus Gründen, wie sie auch bei jenen Wurzeln vorliegen, ist hier die Verkorkung der hypodermen Schicht für die absorbierende Wurzelregion entbehrlich; für die älteren Teile der Wurzel ist jedoch der Abschluss geboten, weil hier die primäre Rinde immer oder wie bei den Dikotylen wenigstens noch eine Zeitlang lebend erhalten und der Nährstoffzufuhr ausgesetzt bleibt. Dass der völlige Abschluss der Interkutis nicht unvermittelt, sondern erst nach und nach erfolgt, entspricht wohl der ebenfalls allmählich abnehmenden Fähigkeit des Epiblems, den Nährstoffverlust selbst in ausreichendem Masse zu verhüten.

Bei einer zweiten Gruppe von Pflanzen ist die völlig unverkorkte Interkutiszone stets kürzer und die Interkutis selbst aus mehreren Schichten lückenlos zusammengesetzt (Hedychium Gardnerianum, Phoenix dactylifera, Canna indica, Wurzeltypus 5 a. u. 5 b.). Auch dieser Bau ist verständlich, denn bei diesen Pflanzen ist die Gefahr eines Nährstoffverlustes besonders gross, weil die betreffenden Wurzeln ausnahmslos sehr lang sind und eine stets verhältnismässig grosse Masse lebenden Rindenparenchyms führen, welches manchmal offensichtlich nährstoffreich ist (Hedychium Gardnerianum). Zudem erstreckt sich die Primärzone der Endodermis bei diesen Wurzeln bis in relativ alte Regionen, so dass ein stärkerer und frühzeitiger Abschluss der jüngeren Wurzelteile an der Peripherie geboten ist. Schliesslich ist noch zu beachten, dass in einzelnen Fällen solche lange und starke Wurzeln wohl weniger als Absorptionswurzeln, sondern eher als Träger der eigentlichen Absorptionswurzeln, d. h. der (z. B. bei Canna äusserst zahlreichen) Wurzelzweige, anzusehen und ihr Bau danach zu bewerten ist.

Grosser Nährstoffreichtum der Rinde und deren weitgehende Kommunikation mit dem Leitbündel bedingen auch bei den sehr stärkereichen Wurzeln von Helleborus das besondere Verhalten der Metadermschichten, die sich in ihrem Bau und in ihrer Wirkung ganz an die eben besprochenen Interkuten anschliessen.

Am besten werden an dieser Stelle auch die Interkuten der Wasserwurzeln von Phragmites berücksichtigt, bei welchen die unverkorkte Interkutisregion fast nur auf die Meristemzone beschränkt ist. Gerade hier zeigt sich der Wert der Hypothese, denn der Bau dieser Interkuten ist leicht zu erklären, wenn man annimmt, dass die betr. Wurzeln gegen einen Nährstoffverlust, der in dem wässrigen Substrat anscheinend besonders leicht eintreten könnte, möglichst vollkommen geschützt werden sollen [1]). Die Wasserwurzeln von Phragmites erscheinen allerdings auch für die Aufnahme von Nährsalzen aus dem Substrat weniger geeignet, aber es ist anzunehmen, dass nicht sie, sondern die gleichzeitig vorhandenen Bodenwurzeln diese Funktion übernehmen. Doch können hierüber erst weitere Untersuchungen völlige Klarheit schaffen. Andere Hypothesen würden an dieser Stelle im

[1]) Mit dieser Annahme, dass der Wasserreichtum des Nährsubstrates einen Nährstoffaustritt begünstigen dürfte und dass aus diesem Grunde möglichst vollkommene Schutzvorrichtungen für die im Wasser oder in wasserreichem Boden lebenden Wurzeln besonders nötig sind, steht die Tatsache im Einklang, dass bei fast allen untersuchten Pflanzen von wasserreichem Standort frühzeitig sich schliessende Interkuten nachzuweisen waren. So besitzen z. B. einheitliche Interkuten die Wurzeln von Sparganium, Potamogeton, Zostera, Cymodocea, Najas, Triglochin, Butomus, Sagittaria, Phragmites, Calla palustris, Trapa natans, Salix, Victoria regia. Kurzzellen-Interkuten finden sich bei den Wurzeln von Acorus Calamus, Myriophyllum und Menyanthes trifoliata.

lassen; z. B. könnte man mit der Annahme, dass die Verkorkung in erster Linie die Bedeutung habe, die Wurzel vor Wasserverlust zu schützen, hier nichts erklären.

Die letzte Gruppe von einheitlichen Interkuten, welche zu berücksichtigen ist, umfasst diejenigen einschichtigen Interkuten, welche sich schon unmittelbar hinter dem Meristemkegel partiell, aber erst in einer Zone von grösserem Spitzenabstand völlig durch Verkorkung schliessen. (Calla palustris, Hydrosme Rivieri, Arum italicum, wahrscheinlich viele Dicotylenwurzeln. Siehe Wurzeltypus 1 und 2.) Bei diesen Wurzeln ist wegen ähnlicher Verhältnisse, wie sie wiederholt angedeutet wurden, der frühzeitige Abschluss der Interkutis zweckmässig, und zwar erscheinen dabei wiederum als wirksame Faktoren erstens die Beschaffenheit des meist selbst völlig korkstofffreien Epiblems, zweitens der Nährstoff- und Salzgehalt der Rinde und deren innige Kommunikation mit dem Leitbündel, die sich darin ausspricht, dass die Primärzone der Endodermis sich über die ganze Wurzel oder einen grossen Teil derselben erstreckt. Schliesslich kommen auch die Standortseinflüsse bis zu einem gewissen Grade in Frage, so z. B. bei Calla palustris. Da alle hier zu berücksichtigenden Wurzeln selbst in erheblichem Grade auch die Nährstoffaufnahme zu besorgen haben, so erstreckt sich der Interkutisabschluss während der Lebensdauer des Epiblems nicht auf alle Zellen. Einzelne derselben, nämlich die anfangs unverkorkten, haben als Transportwege für den Strom der Bodennährstoffe eine Zeitlang zu dienen und treten erst später, wenn die Absorption erlischt, in das Schlussstadium über.

Hierin liegt der Anfang einer Differenzierung, die einen noch höheren Grad bei der Form der typischen Kurzzellen-Interkuten und der gemischten Interkuten erreicht.

Damit können wir zur Betrachtung der Kurzzellen-Interkuten übergehen, deren Struktur nach dem eben Gesagten leicht zu verstehen ist. Wir dürfen mit früheren Autoren (v. Höhnel 1877) annehmen, dass diese Interkuten aus den letzterwähnten einheitlichen einschichtigen Interkuten hervorgegangen sind. Die Bedingungen, welche bei diesen letzteren den frühzeitigen Abschluss und das verschiedene Verhalten ihrer Zellelemente veranlasst haben, sind in noch höherem Grade bei den Wurzeln mit Kurzzellen-Interkuten vorhanden. Die Wurzelhaut besteht hier entweder aus völlig korkstofffreien Aufzellen, welche für die selbsttätige Verhinderung von Nährstoffverlusten ungeeignet sind, oder aus Velamenzellen, die als tote, verholzte Elemente stoffregulierende Leistungen überhaupt nicht übernehmen können. Die Rinde ist meist relativ dick und an Nährstoffen reich; mit dem Zentralstrang steht sie anscheinend oft auf grösseren Strecken in intensivem Stoffaustausch, da die Primärzone der Endodermen bei vielen der in Frage kommenden Wurzeln sehr lang ist. Schliesslich sind für die Entwicklung dieser Interkuten oft ganz erheblich die Einwirkungen des Standortes massgebend gewesen. Frühere Autoren haben geradezu die Kurzzellen-Interkuten als die Interkuten der Luftwurzeln angesprochen, wobei sie allerdings die Struktureigentümlichkeiten dieser Interkuten nur nach ihrer Bedeutung für die Regulierung des Wasserein- und Austritts bewerteten. Man muss aber auch berücksichtigen, dass die Beschaffenheit des Standortes hier auch einen Schutz des Rindenparenchyms gegen Nährstoff- und Salzverluste sehr nötig macht. Ein solcher Verlust ist bei Luftwurzeln nicht ganz so unwahrscheinlich als man zunächst glauben sollte. Man darf nicht vergessen, dass das poröse Velamen wie ein Schwamm flüssiges Wasser festhält, und dass durch das Velamen erhebliche Wassermengen an dem lebendigen Gewebe der Wurzel vorbeifliessen, wenn die Wurzel starken Niederschlägen ausgesetzt ist. Diese Verhältnisse müssen ähnlich auf die Wurzel einwirken wie ein wässeriges Nährsubstrat. Dass in der Tat die Struktur der Kurzzellen-Interkuten auch von diesem Gesichtspunkt aus zu bewerten ist, geht daraus hervor, dass auch Wurzeln, die

in sehr feuchten Substraten oder im Wasser wachsen, solche Interkuten führen, so z. B. die Wurzeln von Acorus Calamus, Myriophyllum und Menyanthes trifoliata. Von der vorhin erwähnten Ansicht ausgehend, hat man natürlich auch bei der Beurteilung der eigenartigen Struktur der Kurzzellen zu einseitig die Bedeutung dieser Elemente für die Wasseraufnahme betont. Man vergleiche z. B. Schwendeners Bemerkungen (1882, S. 119 ff.), ferner auch die von Haberlandt (1896, S. 202). Es ist aber offensichlich, dass die Morphologie dieser Zellen, vorzüglich die eigenartige Struktur ihrer Protoplasten sich nicht befriedigend erklären lässt, wenn allein die Inanspruchnahme dieser Zellen für die Wasseraufnahme berücksichtigt wird. Man muss beachten, dass die Wasseraufnahme vielleicht auch von den Langzellen bis zu einem gewissen Grade besorgt wird, dass aber die Kurzzellen mit ihren unverkorkten Membranen die einzigen Elemente der Interkutis sind, welche für die Absorption der gelösten Salze (und Nährstoffe) bestimmt sind. Ferner muss man besonders Gewicht darauf legen, dass die Kurzzellen wegen ihrer korkstofffreien Membranen im Gegensatz zu den Langzellen den Stoffaustritt aus der Rinde rein protoplasmatisch verhindern müssen. Solche Leistungen erklären sehr wohl, warum die Protoplasten der Kurzzellen sich gegenüber denen der Langzellen so weitgehend umgestaltet haben; diese Umgestaltung hat in den meisten Fällen einen solchen Grad erlangt, dass ein nachträglicher Abschluss der Zelle durch Verkorkung der eignen Zellmembranen nicht mehr möglich ist. Meist ist ein solcher Abschluss wegen der Beschaffenheit der Wurzelhaut auch nicht mehr nötig; wo er infolge von Verletzungen des Absorpionssystems wirklich gebraucht wird, erfolgt er, wie wir gesehen haben, durch lokale Korkbildung in der der Kurzzelle angrenzenden Rindenzellschicht.

Damit können wir auch zu der Beurteilung der Struktur der gemischten Interkuten übergehen. Hier ist es offensichtlich, dass ähnliche Verhältnisse, wie wir sie eben kennen gelernt haben, für die morphologische Ausgestaltung der unmittelbar unter der Wurzelhaut liegenden Zellschicht massgebend gewesen sind. Weil diese Wurzeln, wie wir wissen, aber sämtlich in ihren älteren Regionen ganz erhebliche Nährstoffmengen speichern, musste in eben diesen Zonen, die der Absorption nicht mehr dienen, ein möglichst vollkommener Abschluss des speichernden Rindengewebes gegen die tote Wurzelhaut, bezw. das Substrat eintreten. Dieser nötige Abschluss erfolgt durch völlige Verkorkung der der Kurzzellen führenden Schicht zunächst liegenden Zellreihen.

Die für unsere Frage wichtigen Eigentümlichkeiten der Morphologie der Endodermis bestehen erstens in der Einrichtung des Casparyschen Streifens, zweitens in der Art der Verkorkung der Endodermis. Während die Verkorkung bei manchen Endodermen ganz unterbleibt, bei anderen sich nur auf Zellen von bestimmter Lage beschränkt, fehlt der Casparysche Streifen bei keiner Endodermis und bei keiner ihrer Zellen. Der Streifen muss also charakteristisch für eine allen Endodermen zukommende Hauptfunktion sein. Diese besteht augenscheinlich (s. Haberlandt 1896, S. 317) in der Aufgabe, den vorzeitigen Austritt der im Leitbündel wandernden Nährstoffe nach der Rinde zu verhindern; die Funktion des Casparyschen Streifens ist dabei nach der Hypothese des Herrn Professor A. Meyer, den Verkehr der Nährstoffe und der Salze ausserhalb der Protoplasten in der Membran wirksam zu unterbrechen. Schwendener (1882, S. 136) nimmt bekanntlich an, dass das Rahmenwerk des Casparyschen Streifens lediglich mechanische Bedeutung habe und etwa so wirke wie das schützende Netzwerk eines Luftballons. Nach Strasburger (1891, S. 407) soll der Casparysche Streifen die Festigkeit des seitlichen Zusammenhangs der Endodermzellen erhöhen und vermeiden, dass radiale Intercellulargänge zwischen den letzteren entstehen. Gegen diese beiden Auffassungen lassen sich manche Einwände geltend machen. Man müsste, wenn Schwendeners Ansicht allein richtig

wäre, annehmen, dass die Casparyschen Streifen ähnlich wirken, wie das Rahmenwerk der Φ-Scheiden. Während es sich bei diesen Zellschichten aber um erheblich verdickte und verholzte Balken handelt, haben wir in den Casparyschen Streifen äusserst dünne, leicht verletzliche Membranstellen vor uns, deren stoffliche Natur wir nicht genau kennen. Die Streifen sind nach unseren Erfahrungen nicht, wie Schwendener noch annehmen musste, verkorkt oder kutisiert, und man kann also auch die Schlussfolgerung Schwendeners, welcher u. a. die mechanische Wirkungsfähigkeit der Streifen aus ihrer angeblichen Verkorkung herleiten wollte, nicht mehr aufrecht erhalten. Es sprechen aber noch andere Erscheinungen gegen die Ansicht Schwendeners. So wäre es auffallend, dass die Casparyschen Streifen, durch die nach der Ansicht Schwendeners doch wesentlich nur die Siebstränge einen mechanischen Schutz erhalten sollen, nicht auf die an den Siebsträngen liegenden Teile der Endodermis beschränkt sind, sondern rings um das ganze Leitbündel gleichmässig verlaufen. Die sicher mechanisch wirksamen Sklerenchymstränge der Innenrinde, die bei manchen Wurzeln auftreten, sind, wie bekannt, meistens nur in den den Siebteilen gegenüberliegenden Rindenpartien zu beobachten. Schwer verständlich wäre bei Annahme der Hypothese Schwendeners ferner, warum auch dann, wenn die Siebstränge durch feste Sklerenchymbeläge und durch relativ dickwandige Paricambiumzellen oder durch Φ-Scheiden mechanisch gestützt sind, der Casparysche Streifen in der Endodermis angelegt wird.

Gegen die oben mitgeteilte Auffassung Strasburgers kann man zum Teil die gleichen Einwände erheben. Ausserdem ist zu betonen, dass mit der Ansicht Strassburgers die Erscheinung nicht ganz im Einklang steht, dass die Casparyschen Streifen stets an der Innenseite, höchstens in der Mitte, aber nie an der Aussenseite liegen, an der unter Umständen die Spannungen auch besonders gross werden könnten. Die von de Vries vertretene Ansicht, nach welcher der Casparysche Streifen wesentlich den Zweck hat, die Radialwände der Endodermis an einem kontinuierlichen Streifen undurchlässig für Wasser zu machen, haben wir schon früher kennen gelernt und die Gründe angedeutet, die gegen diese Ansicht sprechen. Diese Gründe sind erstens in dem Umstande zu suchen, dass der Casparysche Streifen Korkstoffe nicht enthält und zweitens auch aus der Art der Experimente zu entnehmen, welche von de Vries zur Stütze seiner Hypothese angeführt werden (vergl. hierzu das S. 86 Gesagte). Die Bemerkung, welche Haberlandt (1896, S. 319) seiner Besprechung der verschiedenen eben wiedergegebenen Anschauungen beifügt, haben wir weiter oben (S. 129) erwähnt. Für uns gelten die stoffregulierenden Leistungen des Streifens nicht als Nebenleistungen, sondern wir nehmen an, dass in diesen Leistungen die Hauptbedeutung des Casparyschen Streifens für die Tätigkeit der Zelle und der Zellschicht liegt. Untersuchen wir nun, ob mit dieser Auffassung die bekannten morphologischen Tatsachen übereinstimmen.

Wir wissen, dass der Streifen ein Teil der Membran ist, welcher von einem sehr jugendlichen Stadium der Zelle an einen ganz besonderen stofflichen Charakter hat, der sich auf die ganze Dicke des Streifens gleichmässig erstreckt und sich von der stofflichen Natur der gesamten übrigen Wand völlig unterscheidet. Ferner haben wir gesehen, dass der Streifen im Primärzustande der Zellen in der Dicke nicht merkbar von dem übrigen Teil der Radialwand abweicht, sondern wie dieser ganz ausserordentlich dünn und zart ist. Die besondere chemische Natur des Streifens spricht dafür, dass dieser sich wesentlich anders gegen gelöste Stoffe verhält wie die mit ihm nach Alter und Dicke übereinstimmenden übrigen Teile der Zellwand, welche bekanntlich im Primärzustand der Zelle fast immer aus reinen Kohlehydraten bestehen und also wohl besonders leicht durchlässig für kristallisierbare Substanzen sind. Zu verstehen sind die genannten Eigenschaften des Streifens,

wenn man mit unserer Hypothese annimmt, dass der Casparysche Streifen die gelösten Stoffe und Salze zurückhalten soll, welche vom Leitbündel aus in die Radialwände der Endodermis eindringen und, ohne von den Protoplasten gehindert zu werden, innerhalb der Radialwände nach der Rinde zu hinüberwandern könnten. Die Möglichkeit dieses Stoffaustritts wird schon dadurch etwas herabgemindert, dass die Radialwände (im Primärzustande der Zelle) und die Casparyschen Streifen so ausserordentlich dünn sind, denn der geringe Querdurchmesser von Wand und Streifen bewirkt, dass der vom Leitbündel kommende Strom von Nährstoffen nur einen beschränkten Zugang zum Casparyschen Streifen und an diesem eine äusserst kleine Eintrittsfläche findet. Relativ vollkommen wird dieser Stoffaustritt durch den Streifen selbst verhindert, welchen wir wegen seiner besonderen chemischen und physikalischen Eigenschaften als undurchlässig für die fraglichen Substanzen ansehen dürfen. Weiterhin ist uns bekannt, dass der Casparysche Streifen im Primärzustand und bei Beginn des Sekundärzustandes der Zelle mit den Protoplasten, im Sekundär- und Tertiärzustand der Zelle mit den seitlich ihm anliegenden Suberinlamellen in festem und dichtem Zusammenhange steht. Er ist also in beiden Fällen mit den Bestandteilen der Zelle, welche ausser ihm stoffregulierend wirken, eigenartig verbunden.[1]) Auch diese Erscheinung ist leicht zu verstehen. Der innige Kontakt, von dem wir gesprochen, verhindert, dass Stoffe zwischen dem Casparyschen Streifen und den Protoplasten, bew. den Suberinlamellen einen Weg zum Durchtritt nach der Rinde finden[2]).

Auffallend und schon frühzeitig bemerkt ist die besondere Lage des Casparyschen Streifens in der Nähe der inneren Tangentialwand. Diese Anordnung des Streifens ist auf den Umstand zurückzuführen, dass der einzudämmende Nährstoffstrom, welcher vom Leitbündel aus an die Endodermis, d. h. an die Innenseite ihrer Zellen herantritt, die Protoplasten der Endodermiszellen nur auf einer möglichst kleinen Fläche treffen soll. Würden die Casparyschen Streifen der radialgestreckten Endodermiszellen in der Mitte oder an der Aussenseite der Zelle liegen, so ständen in diesem Falle den gelösten Nährstoffen des Leitbündels während des Primärzustandes der Zelle nicht nur die inneren Tangentialwände, sondern auch ein diesen Wänden an Ausdehnung gleichkommender oder noch grösserer Teil der Radialwände ganz offen und die Protoplasten müssten auf einer bedeutend grösseren Fläche den unerwünschten Eintritt der Nährstoffe in die Endodermiszelle hemmen. Durch die innenseitige Anordnung des Casparyschen Streifens wird der Protoplast der Endodermzelle also so weit als möglich entlastet.

Dass der Casparysche Streifen im ganzen Umkreise des Leitbündels und nicht nur gegenüber von den Siebteilen auftritt, erklärt sich daraus, dass auch die Nährstoffe des Leitbündels überall zur Endodermis durch die leicht permeablen Cellulosemembranen des Pericambiums vordringen können.

Beachten müssen wir noch die Tatsache, dass der Casparysche Streifen an den radialen Teilwänden der Primärendodermzellen stets auftritt, dass er dagegen an den radialen Teilwänden der Sekundärendodermzellen fehlen kann. Auch hier zeigt sich der Wert der Hypothese A. Meyers.

---

[1]) Schon de Vries (1886, S. 59) hat auf diesen Zusammenhang des Streifens mit den Protoplasten grossen Wert gelegt.

[2]) Wenn die Vermutung (s. S. 89) zutreffen sollte, dass innerhalb des Casp. Streifens Plasmabrücken liegen, so würde man in dieser Anordnung noch eine weitere für die stoffregulierenden Leistungen der Endodermis zweckmässige Einrichtung zu erblicken haben, denn die Plasmabrücken könnten, wie Arthur Meyer betont hat, neben ihren Hauptleistungen auch die Nährstoffaufnahme aus der Membran übermitteln, in unserem Falle also die Substanzen, welche an den Casparyschen Streifen oder noch in denselben gelangen, absorbieren. Herr Professor Meyer hat die Frage nach dem Vorkommen der Plasmaverbindungen in dem Streifen untersuchen lassen, doch ist eine sichere Entscheidung bisher noch nicht zu treffen gewesen.

Im ersten Falle handelt es sich um Wände, welche ebensogut wie die gewöhnlichen Radialwände der normalen Primärendodermzellen zu Ausgangspforten für Nährstoffe werden könnten. Im zweiten Fall aber liegen Teilwände vor, die von der Nährstoffzufuhr durch die Suberinlamelle der Mutterzelle abgeschnitten sind, und die also auch nicht mehr verstopft zu werden brauchen.

Nicht so allgemein charakteristisch wie die Bildung des Casparyschen Streifens ist für die Endodermen die Verkorkung. Diese tritt bekanntlich bei den Endodermen vom Typus I niemals auf. Das erscheint für die Wurzeln der Typ. 1, 6, 9 u. 11, welche solche Endodermen besitzen, zweckmässig. Die Absorptionszone erstreckt sich bei diesen Wurzeln augenscheinlich während der ganzen oder fast der ganzen Lebensdauer der Wurzel über deren gesamte Oberfläche. Es trifft dies offensichtlich für diejenigen hierher gehörigen Wurzeln zu, welche ein Velamen führen und ist wenigstens sehr wahrscheinlich auch für die übrigen in Frage kommenden Fälle, bei denen es sich um Wurzeln mit Epiblemen handelt. Die Lebensdauer der letztgenannten Wurzeln scheint nämlich nicht viel grösser zu sein als die ihrer Wurzelhaut. Die angegebenen Verhältnisse bedingen, dass in den hierher zu rechnenden Fällen die Endodermen in ihrer ganzen Ausdehnung für die Aufnahme erheblicher Mengen von Wasser und Nährsalzen gebraucht werden, welche ihnen durch die Tätigkeit der Wurzelhaut und der Aufnahmezellen der Interkutis und durch Vermittlung des Rindenparenchyms in allen Teilen der Wurzel zugeführt werden. Die Endodermis ist also hier so gebaut, dass sie in ihrem ganzen Umkreise und in ihrer gesamten Länge neben der nötigen Eindämmung der im Leitbündel kursierenden Nährstoffe auch die Aufnahme von Bodensalzen und Wasser gut bewirken kann.

Die bei allen übrigen Endodermistypen auftretende Verkorkung geht, wie wir wissen, immer so vor sich, dass zunächst nur die vor den Siebsträngen liegenden Zellen geschlossen werden, wodurch eine Endodermisregion entsteht, die wir die Zone des Intermediärzustandes der Endodermis genannt haben. Schwendener (1892, S. 136) sagt über die Bedeutung der verkorkten Partien solcher Endodermis-Intermediärzonen folgendes: „Es lässt sich aber auch zeigen, dass viel weitergehende Verkorkungen, welche ausser der radialen auch die äusseren tangentialen Wände oder selbst die ganze Membran umfassen, in manchen Fällen nicht die Aufgabe haben können, eine relativ impermeable Scheidewand herzustellen. Diese Folgerung drängt sich z. B. unabweislich bei solchen Strängen oder Strangsystemen auf, wo einzelne Scheidenzellen oder kleine Gruppen von solchen über dem Leptom der konz. Schwefelsäure, wie der Schulzeschen Mischung in ihrem ganzen Umfange widerstehen und sich überdies durch ihre gelbliche oder braune Färbung als verkorkt erweisen, während alle übrigen nur das bekannte von Radial- und Transversalwänden gebildete Netz zurücklassen. Denn es ist klar, dass auch die eben erwähnten ringsum verkorkten Scheidenzellen, die ja höchstens kurze oder unterbrochene Tangentialreihen bilden, die Diffusion nicht verhindern können, auch wenn sie selbst gänzlich impermeabel sein sollten. Ihre Wirkung würde sich auch in diesem Falle darauf beschränken, die vorhandenen Strömungen in ähnlicher Weise abzulenken, wie wir dies für fliessendes Wasser an einem beliebigen Brückenpfeiler beobachten.“ — „Solche Vorkommnisse lassen meines Erachtens nur die eine Deutung zu, dass die ringsum verkorkten Scheidenzellen hier ganz die Rolle von schwachen Bastbelegen übernommen haben, die sie hiernach geradezu ersetzen.“ — Nach Schwendener (l. c.) hat also die Verkorkung der Endodermis-Intermediärzone unter Umständen („wo nur einzelne Scheidenzellen oder kleine Gruppen von solchen“ verkorkt sind), rein mechanische Bedeutung. Wir glauben hingegen, dass auch in diesen Fällen die Verkorkung in erster Linie den Zweck hat, impermeable Membranen zu schaffen. Es ist allerdings sicher, dass die verkorkten Endodermispartien der Intermediärzone mitunter auch mechanische

Funktionen haben, nämlich dann, wenn diese verkorkten Zellstreifen aus verdickten Tertiärendodermzellen bestehen. Das mechanisch Bedeutungsvolle bei diesen Zellen sind dann aber allein die Tertiärschichten, nicht die Suberinlamellen. Diese entfalten im Tertiärzustand der Zelle dieselbe Wirksamkeit wie im Sekundärzustand der Zelle. Überall, wo letzterer in der Intermediärzone gebildet wird, kann es sich unseres Erachtens um die Erreichung mechanischer Zwecke überhaupt nicht handeln, denn es wird dabei in den siebständigen Endodermiszellen nur eine Korkstofflamelle erzeugt, die, soweit bekannt ist, gar keine Cellulosegrundlage besitzt und augenscheinlich mehr den Zweck hat, den Protoplasten als Lamelle von besonderen osmotischen Eigenschaften zu umscheiden, als die vorhandene Zellmembran zu festigen. Darauf scheint uns auch die Tatsache hinzuweisen, dass eine eigentliche Verkittung der Suberinlamelle mit der vor ihr vorhandenen Membranschicht gewöhnlich nur an der Partie des Casparyschen Streifens erfolgt, während an den übrigen Teilen der Zellwand der Zusammenhang zwischen beiden Wandschichten weniger fest, oder wie wir wissen, oft gar nicht vorhanden ist. Dass die physikalischen Eigenschaften der Endodermis-Suberinlamellen nicht genügend bekannt sind, um etwa aus solchen Merkmalen die mechanische Wirksamkeit der Lamellen ableiten zu können, haben wir schon am Eingang dieses Kapitels auseinandergesetzt. Allerdings ist richtig, dass die relativ impermeablen Membranen der verkorkten Endodermiszellen der Intermediärzone die „Diffusion nicht verhindern können", aber sie beschränken sie und sie entlasten diejenigen Protoplasten, welche die Diffusion am meisten einschränken sollen, weil sie den Nährstoffbahnen, d. h. den Siebteilen am nächsten liegen.

Was nun die Lage der Intermediärzone und ihre Länge bei den einzelnen Endodermis-Typen anbetrifft, so finden wir auch für die nach dieser Richtung festgestellten Tatsachen in der Hypothese A. Meyers eine befriedigende Erklärung. Wir wollen hier absehen von den Fällen, in denen die Intermediärzone so klein ist, dass sie für die Funktion der Endodermis nicht in Frage kommt (Endodermen vom Typus 5).

Am längsten ist die Endodermis-Intermediärzone bei den Endodermen vom Typus 3 (S. 109). Hier erstreckt sie sich von den jüngsten Wurzelregionen bis zur Wurzelbasis und ist im allgemeinen ausgezeichnet durch relativ lange und relativ breite Durchgangsstellen. Wie wir wissen, finden sich die Endodermen vom Typus 3 bei den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen und Araceen vor, d. h. also bei Wurzeln, die in normalen Fällen auf ihrer gesamten Oberfläche mit ihren Velamen Wasser und Nährstoffe aufnehmen. Diese letzteren wird die Wurzel überall auf kürzestem Wege an das Leitbündel abzugeben versuchen und daher auch in der ganzen Wurzel unverkorkte Stellen in der Endodermis als Eingangspforten für Wasser und Bodensalze offen halten. Es liegen hier also ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie weiter oben (S. 140) für die Wurzeln vom Typus 1, 6, 9 kennen gelernt haben. Der Unterschied zwischen beiden Typenarten ist nur der, dass in dem einen Falle alle, im anderen nur einzelne Zellen der Endodermis für den Eingangsstrom von Wasser und Salzen offen bleiben. Die Einschränkung der Verkehrswege zwischen Rinde und Leitbündel tritt bei den Luftwurzeln (Typus 10) ein, weil bei ihnen die Verkorkung der siebständigen Zellen besonders geboten ist. Häufig, so z. B. bei manchen Anthuriumarten sind die Wurzeln so lang, dass schon wegen der ganz bedeutenden Länge des Weges, auf welchem ein Nährstoffaustritt aus den Siebteilen nach der Rinde zu erfolgen könnte, der Abschluss der Endodermis an den gefährdeten Stellen nötig wird.

In erster Linie ist aber dieser Schluss der Endodermis aus folgendem Grunde erforderlich. Die siebständigen Endodermiszellen müssen bei den in Frage kommenden Wurzeln meist schon frühzeitig mechanische Nebenleistungen übernehmen und infolgedessen notwendig ihre Membranen

durch Tertiärschichten verdicken. Ehe eine Endodermzelle aber in eine solche Umgestaltung eintritt, muss sie unbedingt ihre vorhandenen Wandschichten verkorken, denn es ist klar, dass ohne diesen Prozess die neu entstehenden Tertiärschichten, namentlich an den Radialwänden wieder neue Wege bilden würden, durch welche vom Leitbündel kommende Stoffe nach der Rinde hindurchwandern könnten, ohne dass die Protoplasten dies zu verhindern imstande wären. Um diese Möglichkeit auszuschliessen, müsste es unter Umständen schon genügen, wenn die Tertiärschichten der Radialwände in der Längszone des Casparyschen Streifens dessen Zusammensetzung erhielten, so dass auch bei den Tertiärendodermzellen die zwischen zwei Protoplasten liegende Radialwand an einer ununterbrochenen Längszone in ihrer ganzen Dicke impermeabel für gelöste Salze und Nährstoffe wäre. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass der Übergang der Endodermzelle in den Tertiärzustand überhaupt eine grössere Entlastung des Protoplasten von stoffeindämmenden Leistungen erforderlich macht und dass deswegen von vornherein die Verkorkung der gesamten Zellwand zustande kommt. Durch diese Verkorkung wird jedenfalls erreicht, dass unter Umständen auch eine tote Zelle der Endodermis noch einen relativ guten Abschluss der Nährstoffbahnen bewirken könnte.

Kürzer wie bei den ebenbesprochenen Endodermen ist die Intermediärzone bei den Endodermen vom Typus 2 (S. 105), bei welchen der Abschluss der siebständigen Zellen erst in einer Zone von mehr oder minder grossem Spitzenabstand erfolgt. Die Durchgangsstellen können bei diesen Endodermen bis auf die Grösse einer Zelle zurückgehen. Diese Konstruktion erklärt sich folgendermassen. Die betreffenden Endodermen fanden wir bei Wurzeln, welche, nach der Beschaffenheit ihrer Wurzelhaut und ihrer Interkutis zu urteilen, meist nur mit ihrem jüngeren Teile Wasser und Bodennährstoffe aufnehmen. In dieser Wurzelregion wird auch die Endodermis für die Aufnahme der Bodennährstoffe und des Wassers stark in Anspruch genommen, und daher ist sie in der ganzen Zone oder im grösseren Teile derselben völlig offen. In den älteren Wurzelpartien aber gibt die Rinde kaum noch Bodennährstoffe an das Leitbündel ab, daher kann sich die Endodermis dieser Teile ohne Schaden für die Tätigkeit der Wurzel bis auf wenige Zellen oder Zellgruppen durch Verkorkung schliessen. Die Verkorkung wird auch hier zum Teil deswegen eintreten, weil die Endodermiszellen zu mechanischen Nebenfunktionen herangezogen und zu diesem Zweck mit Membranverdickungen ausgerüstet werden sollen. Die Durchgangsstellen können hier wie z. B. bei Iris sehr klein werden, weil sie nicht so sehr wie bei den Endodermen von Typus 3 als Wege für die Aufnahme der Bodennährstoffe und des Bodenwassers gebraucht werden, sondern nur eine relative Kommunikation des Leitbündels mit dem lebenden Gewebe der älteren Rinde vermitteln sollen. Schwendener (1882, S. 115) nimmt bekanntlich an, dass die Endodermis-Durchgangsstellen der Rinde Wasser zuführen sollen. Er sagt: „Die Gefässe sind wasserführende Röhren, deren Inhalt der ganzen Umgebung zugute kommt, und die Durchgangsstellen dienen dazu, die Verbindung dieser Wasserleitung und der lebensfrischen Rinde auf dem nächsten Wege herzustellen; es sind das gleichsam die offenen Seitenschleussen eines ausgedehnten Berieselungssystems, als dessen Hauptadern die grossen Gefässe fungieren".

Bei dem Standpunkt, der in dieser Arbeit vertreten wird, könnte diese Ansicht Schwendners noch am besten auf die gerade besprochenen kleinen Durchgangsstellen älterer Wurzelregionen Anwendung finden. Es muss aber festgehalten werden, dass nach unserer Auffassung die unverkorkten Stellen der Endodermis-Intermediärzonen im allgemeinen als die Wege zu gelten haben, durch welche die von der Wurzelhaut aufgenommenen Bodensalze und das Bodenwasser von der Rinde her in das Leitbündel übertreten. Für unsere Ansicht spricht die Tatsache, dass die Durchgangsstellen

stets gerade in den absorbierenden Teilen der Wurzel, in welchen die Rinde ja direkt von der Wurzelhaut her Wasser erhält, bedeutend grösser sind als in den älteren Wurzelregionen, deren Rinde nicht mehr direkt vom Substrat Wasser beziehen kann. Zweitens spricht für unsere Annahme noch die Erscheinung, dass bei Zea Mais u. a. Pflanzen gerade in den feinsten Wurzelzweigen, die wohl ausschliesslich der Nährstoffaufnahme dienen, die eigentlichen Durchgangsstellen ausgebildet werden und im Verhältnis bedeutend länger erhalten bleiben, als in den relativen Hauptwurzeln, obwohl bei den letzteren das Rindenparenchym sehr viel dicker ist, als bei ihren dünnen Zweigen.

Die Morphologie der Intermediärzone der Endodermen vom Typus 4 erklärt sich nach dem bisher Gesagten leicht. Auf diese Endodermen wirken dieselben Verhältnisse ein wie auf die Endodermen vom Typus 2 und bedingen zunächst das völlige Offenhalten, später den partiellen Schluss der Endodermis. Ausserdem aber führen andere Umstände hier schliesslich den völligen Abschluss der Endodermis durch Verkorkung aller ihrer Zellen herbei.

Mit dieser allseitigen Verkorkung der Endodermis müssen wir uns zuletzt noch beschäftigen. Diese Art des Schlusses, die bei den Endodermen vom Typus 4 und 5 vorkommt, tritt oft nur dann ein, wenn der Stoffverkehr zwischen Rinde und Leitbündel ganz aufgehoben, oder wenigstens sehr weitgehend eingeschränkt werden soll. Denn wir finden den völligen Abschluss der Endodermis einmal bei sich verdickenden Dikotylenwurzeln in Regionen, in welchen die Tätigkeit des Cambiums beginnt und die Rinde ausgeschaltet werden soll, und ferner bei Monocotylenwurzeln, an Stellen, an welchen wie bei Gramineen und Cyperaceen die Rinde beginnt, ganz oder mit Ausnahme weniger Zellen abzusterben, entweder, weil sie wie bei den Stützwurzeln von Zea Mais völlig verholzt, oder weil sie durch grosse Intercellularen auseinandergerissen wird und grösstenteils kollabiert. In einigen Fällen, so bei Canna, Phoenix dactylifera, Phragmites communis, in welchen die Endodermis fast immer an lebende Rinde angrenzt, ist der allseitige Schluss noch auf andere Weise zu erklären. Die Endodermis muss bei diesen Wurzeln mechanische Nebenleistungen übernehmen und infolgedessen aus Gründen, die schon Seite 141 angegeben sind, ihre Wände nicht nur verdicken, sondern auch verkorken. Der allseitige Schluss wird dabei begünstigt durch den Umstand, dass (wie bei Canna und Phoenix) die Wurzeln und infolgedessen auch die vor Nährstoffverlusten zu schützenden Nährstoffbahnen sehr lang sind. Wenigstens bei den Wasserwurzeln von Phragmites mögen dann auch die Einflüsse des Substrats noch auf die Art der Verkorkung der Endodermis einwirken (s. S. 135).

Die im vorliegenden Kapitel besprochenen Leistungen der verkorkten Zellschichten der primären Wurzelrinde stellen die Hauptfunktionen dieser Schichten dar. Die letzteren haben aber natürlich auch Nebenleistungen zu erfüllen, von denen die am meisten zu beachtenden die Schutzwirkungen der Schichten gegen Transpirationsverluste und besonders ihre mechanischen Leistungen sind. Diese Nebenfunktionen, namentlich die zuletzt genannten beanspruchen dann ein weitgehendes Interesse, wenn die Morphologie der Tertiärzustände der hier behandelten Zellschichten Hauptgegenstand des Studiums ist. Wie die Hauptfunktionen, beruhen auch diese Nebenleistungen der Zellschichten auf den Struktureigentümlichkeiten ihrer Zellwand. Dagegen ist eine andere Nebenfunktion, welche Interkutis und Endodermis unter Umständen übernehmen können, die biologische Schutzwirkung, mehr auf die Eigenschaften gewisser hin und wieder vorkommender Bestandteile des Zellinhaltes der Schichten zurückzuführen, nämlich auf die Wirkungen von Einschlüssen von ätherischem Öl, Gerbsäure, Kalkoxalat, Sekreten unbekannter Natur oder dergl. Untersuchungen von Dreyer (1892) zeigen aber, dass diesen biologischen Schutzwirkungen, wenigstens soweit Endodermen in Frage kommen, eine zu grosse Bedeutung nicht beizumessen ist.

Literaturverzeichnis.

Ambronn, H., Über das optische Verhalten der Kutikula und der verkorkten Membranen. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. VI. 1888, S. 226.

de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

Bergendal, D., Bidrag till örtartede dicotyledoners jämförende anatomi. Acta Univ. Lundensis. T. XIX. 1883, 3. III.

Buscalioni, L., Un nuovo reattivo per l'istologia vegetale. Estratto dal Giornale Malpighia Anno XII. Vol. XII. 1898.

Caspary, R., Die Hydrilleen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik I. Bd., S. 377. 1858.

Caspary, R., Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik IV. Bd. 1865—66, S. 101.

Caspary, R., Bulliardia aquatica DC. Schriften der Kgl. Physikal-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg 1860, S. 66.

Chatin, A., Anatomie des plantes aériennes de l'ordre des Orchidées. Extrait du 4e vol. des Mémoires de la société Impériale des sciences nat. de Cherbourg 1856.

Correns, Sitzungsberichte der kais. Akadem. der Wissenschaft. zu Wien. Math. nat. Kl. Bd. XCVII. Abt. I, S. 652. 1888.

Costantin, J., Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. Annal. d. scienc. nat. VIIe série t. 1. 1885.

Dreyer, A., Beitrag zur Kenntnis der Funktion der Schutzscheide. Dissertation. Jena 1892.

Erikson, Über das Urmeristem der Dikotylenwurzeln. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. XI. 1878, S. 380.

Firtsch, Anatomisch-physiologische Untersuchung über die Keimpflanze der Dattelpalme. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaft. zu Wien 1886. Bd. XCIII. I. Abt., S. 342.

Flahault, Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames. Annal. des scienc. natur. VIe série Tome VI, S. 1—229.

Fockens, J. W., Über die Luftwurzeln der Gewächse. Dissertation. Göttingen 1857.

Frank, A. B., Lehrbuch der Botanik. I. Bd. Leipzig 1892.

Frank-Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuchungen aus dem botanisch. Instit. zu Tübingen. I. Bd. Leipzig 1881—1885.

Fremy, E., Recherches chimiques sur la cuticule. Comptes rendus. Tome 48, S. 667. Paris 1859.

Fremy, E. et Urbain, Etudes chimiques sur le squelette des végétaux. Comptes rendus. Tome 100, S. 19. 1885.

Futterer, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Zingiberaceen. Dissertation. Heidelberg 1896 (auch Botan. Centralbl. 1896, Bd. 68, S. 241).

Gehrke, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie von Palmenkeimlingen. Dissertation. Berlin 1887.

Gérard, R., Recherches sur la structure de l'axe au dessous des feuilles seminales chez les Dicotyledones. Comptes rendus. Tome XC, S. 1295. 1880 I.

Gérard, R., Recherches sur le passage de la racine à la tige. Annal. d. scienc. natur. VIe série. Tome XI. 1880 II, S. 279.

Gillain, G., Beiträge zur Anatomie der Palmen- und Pandanaceenwurzeln. Dissertation. Heidelberg 1900. (Auch Botan. Centralbl. 1900, Bd. LXXXIII.)

Gilson, Eugène, La subérine et les cellules du liège. La cellule. Tome VI, 1890, S. 63.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig. I. Aufl. 1884, II. Aufl. 1896.

v. Höhnel, Fr., Über eine eigentümliche Verbindung des Hypoderma mit der Epidermis. Wiss. prakt. Untersuch. auf dem Gebiete des Pflanzenbaues. Herausgegeben von F. Haberlandt, Wien. I. Bd., S. 149. 1875.

v. Höhnel, Fr., Über den Kork nnd verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsb. der kais. Akad. zu Wien. Math. naturw. Kl. LXXVI. Bd. I. Abt. 1877, S. 507.

v. Höhnel, Fr., Einige Bemerkungen über die Kutikula. Österreich. botanische Zeitschrift XXVIII. Jahrgang 1878, S. 81.

Hausen, Emil, Über Morphologie und Anatomie der Aloineen. Verhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. Bd. XLII, S. 1. 1900.

de Janczewsky, Ed., Recherches sur l'accroissement terminal des racines. Annal. d. scienc. nat. V^e série. Tome XX, S. 162. 1874.

de Janczewsky, Ed., Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. VIIe série. Tome II. 1885.

Jörgensen, A., Bidrag til rodens naturhistorie. Om Bromeliaceernes Rödder. Botanisk Tidsskrift. Köbenhavn. III Raekke II bind, S. 144. 1877—1879.

Jörgensen, A., Bidrag til rodens naturhistorie. II. Korkdannelsen paa roden. Botanisk Tidsskrift. Köbenhavn. III Raekke III bind. S. 135. 1879 bis 1880.

Juel, H. O., Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Wurzeln. Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar Bd. IX No. 9. Meddelanden från Stockholms Högskola No. 18. Stockholm 1884.

v. Kamienski, Fr., Zur vergleichenden Anatomie der Primeln. Dissertation. Strassburg 1875.

Keller, Ludwig, Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dicotyledonen. Dissertation. Heidelberg 1889.

Klinge, J., Vergleichende Untersuchung der Gramineen- und Cyperaceenwurzeln. Mémoires de l'Académie Impériale d. scienc. de St. Pétersbourg. VIIe série. Tome XXVI, No. 12. 1879.

Kny, Mitteilung über korrallenartig verzweigte Membranverdickungen an der Basis der Wurzelhaare von Stratiotes aloides L. Verhandl. des botanischen Vereins der Prov. Brandenburg 1878, S. 48.

Kraemer, H., Viola tricolor L. in morphol. anatomischer und biologischer Beziehung. Dissertation. Marburg 1897.

Kraus, Gregor, Über den Bau der Cycadeenfiedern. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. 1865—66. IV. Bd., S. 305.

Kügler, K., Über das Suberin. Dissertation. Strassburg 1884.

Leitgeb, H., Zur Kenntnis von Hartwegia comosa Nees. Sitzungsb. der Kais. Akad. der Wissensch. Wien. Math. nat. Kl. 1864 I. IL. Bd. I. Abt., S. 138.

Leitgeb, H., Über kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen. Sitzungsb. der Kais. Akad. Wien. Math. nat. Kl. IL. Bd., I. Abt. 1864 II, S. 275.

Leitgeb, H., Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschriften der Kais. Akad. der Wissensch. Math. natw. Kl. Wien. XXIV. Bd., S. 179, 1865.

Lierau, Max, Über die Wurzeln der Araceen. Englers Botanische Jahrbücher. IX. Bd. 1888, S. 1.

Mangin, Sur les reactifs jodés de la cellulose. Bulletin de la Société Botanique. Tome XXXV. 1888, S. 421.

Marié, P., Recherches sur la structure des Renonculacées. Annal. des sciences nat. VIe série. Tome XX 1885, S. 5.

Mäule, C., Über des Verhalten verholzter Membranen gegen Kaliumpermanganat, eine Holzreaktion neuer Art. Habilitationsschrift. Stuttgart 1901.

Meineke, A., Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora. 1894, S. 133.

Meyer, Arthur, Über Smilax China L., und über die Sarsaparillwurzeln. Archiv der Pharmacie. 1881 I. Bd. XVIII. S. 272.

Meyer, A, Über die Rhizome der offizinellen Zingiberaceen, Archiv der Pharmac. 1881 II. Bd. XVIII, S. 401.

Meyer, A, Über Aconitum Napellus L. und seine wichtigsten nächsten Verwandten. Archiv der Pharmacie. 1881 III. XIX. Bd., S. 171 u. 241.

Meyer, A., Über Veratrum album L. und Veratrum nigrum L. Archiv der Pharmacie. 1882. XX. Bd., S. 81.

Meyer, A., Über Gentiana lutea und ihre nächsten Verwandten. Archiv der Parmacie. 1883. XXI. Bd., S. 488.

Meyer, A., Über die Knollen der einheim. Orchideen. Archiv der Pharmacie. 1886, S. 322.

Meyer, A., Wissenschaftliche Drogenkunde. I. Bd. 1891.

Meyer, A., Erstes mikroskopisches Practicum. Jena, 1898.

Meyer, A., Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung von Pflanzenpulvern. Jena 1901.

Meyen, F. J. F., Phytotomie. Berlin 1830.

Michaelis, Leonor., Die indifferenten Farbstoffe als Fettfarbstoffe. Deutsche Medicinische Wochenschrift. 1901, No. 12.

Micheels, Henri, Recherches sur les jeunes Palmiers. Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangérs, publiés par l'académie royale des sciences, des lettres et des Beaux-arts de Belgique. Tome XXI. 1889.

Nikolai, Otto, Das Wachstum der Wurzel. Schriften der Königl. physik. ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. 1865, S. 33.

Olivier, L., Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Annal. des scienc. natur. VIe série. Tome 11. 1880, S. 5.

Oudemans, C. A. J. A., Über den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen. Separatabdruck

aus den Abhandlungen der math. physik. Klasse der Königl. Akadem. der Wissenschaften zu Amsterdam. Amsterdam 1861.

Palla, E., Zur Anatomie der Orchideenluftwurzeln. Sitzungsberichte der Kais. Akad. der Wissenschaften, Math. naturw. Kl. XCVIII. Bd., I. Abteilg. 1889. S. 200.

Persecke, Über die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser. Leipzig. Dissertation 1877.

Petersen, O. G., Bidrag til Scitamineernes Anatomi. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. Sjette Raekke-Naturvid. Afdel. Syvende Bind. Kopenhagen 1890—1894.

Pethybridge, G. H, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen. Göttingen 1899.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, II. Aufl., I. Bd. Leipzig 1897.

Pfitzer, E., Über die Schutzscheide der deutschen Equisetaceen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. VI. Bd., 1867—1868.

Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. VIII, S. 16. 1872.

Resa, Über die Periode der Wurzelbildung. Dissertatión. Bonn 1877.

Richter, A., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über Luftwurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube. Bibliotheca botanica, Heft 54. 1901.

Rimbach, A., Beitrag zur Kenntnis der Schutzscheide. Dissertation. Weimar 1887.

Rimbach, A., Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. XI, S. 94. 1893.

Rimbach, A., Über die Ursache der Zellhautwellung in der Exodermis der Wurzeln. Berichte der deutsch. botanischen Gesellschaft. 1893, S. 467.

Russow, Ed., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Mémoires de l'académie impériale d, scienc. de St. Pétersbourg. 1872. Tome XIX, No. 1.

Russow, Ed., Betrachtungen über das Leitbündel und Grundgewebe. Dorpat 1875.

Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. Leipzig. Auflage 1868. III. Aufl. 1873. IV. Aufl. 1874.

Sauvageau, C., 1889 I. Sur la racine du Najas. Journal de Botanique. Tome III. 1889, S. 3.

Sauvageau, C., 1889 II. Contribution à l'étude du système mecanique dans la racine des plantes aquatiques. Les Potamogeton. Journal de Botanique. Tome III. 1889, S. 61.

Sauvageau, C., 1889 III. Les Zostera, Cymodocea et Posidonia, Journal de Botanique. Tome III. 1889, S. 169.

Schacht, H., Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. I. Teil. Berlin 1856.

Schimper, A. F. W., Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Botanisches Centralblatt, 1884. XVII. Bd., S. 192.

Schleiden, M. I., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. II. Aufl. 1845, III. Aufl. 1849, IV. Aufl. 1861. Leipzig.

Schwendener, S., Das mechanische Prinzip. Leipzig 1874.

Schwendener, S., Über das Scheitelwachstum der Phanerogamen-Wurzeln. Sitzungsber. der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1882, S. 183.

Schwendener, S., Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. der Berl. Akademie der Wissensch. 1882, S. 1. (Citiert nach: Gesammelte botanische Mitteilungen von Schw. 1898.)

Schwendener, S., Über das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln. Sitzungsber. der Berl. Akad. der Wissensch. 1882 II, S. 183. (Citiert nach: Gesamm. botan. Mitteilungen von Schw. 1898.)

Shibata, R., Beiträge zur Wachstumsgeschichte der Bambusgewächse. Journal of the College of Science Imperial University, Tokyo, Japan. Vol. XIII. Pt. III. 1900, S. 427.

Siedler, P., Über den radialen Saftstrom in den Wurzeln. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Breslau. V. Bd. 1892. S. 407.

Siim-Jensen, J., Beiträge zur botanischen und pharmakognostischen Kenntnis von Hyoscyamus niger L. Bibliotheca botanica. Heft 51. 1901. Stuttgart.

Strasburger, E., Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.

Strasburger, E., Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge II. Jena 1889.

Strasburger, E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

Strasburger, E., Das botanische Praktikum. Jena 1897.

Strasburger, E., Noll, Schenk, Schimper. Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. Jena 1900.

van Tieghem, Recherches sur la structure des Aroïdèes. Annal. des scienc. natur. V° série. Tome VI. 1866, S. 72.

van Tieghem, Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. La racine. Annales d. scienc. natur. 5° série. Tome XIII, S. 30. 1870—71.

van Tieghem, Sur l'exoderme de la racine des Restiacées. Bulletin de la société Botanique de France. 1887, S. 448. Tome XXXIV.

van Tieghem, Sur le réseau sus-endodermique de la racine des Crucifères. Bull. d. l. soc. bot. de France. Tome XXXIV. 1887, S. 125.

van Tieghem, Sur le réseau sus-endodermique de la racine des Rosacées. Bull. d. l. soc. bot. de France. Tome XXXIV. 1887, S. 221.

van Tieghem, Sur le réseau sus-endodermique de la racine des Caprifoliacées. Bull. d. l. soc. bot. de France. Tome XXXIV. 1887, S. 251.

van Tieghem, Sur le réseau sus-endodermique de la racine chez les Légumineuses et les Ericacées. Bull. d. l. soc. bot. Tome XXXV. S. 273. 1888.

van Tieghem et Monal, Sur le réseau sous-épidermique de la racine des Géraniac. Bullet. d. la société botanique de France. 1888. Tome XXXV, S. 274.

van Tieghem, Sur le réseau de soutien de l'écorce de la racine. Annal. des scienc. natur. VIIe série. Tome VII, S. 375. 1888.

van Tieghem, Traité de Botanique. II. Aufl. 1891. Paris.

Tschirch, Angew. Pflanzenanatomie. 1889, S. 253.

Treub, M., Le meristème primitif de la racine dans les Monocotyledones. Leide, E. J. Brill. 1876. (Musée botanique de Leide 1876.)

Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanze. 1855.

Unger, Grundlinien der Anatomie und Physiologie. Wien 1866.

Vöchting, H., Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. IX. Bd. 1873—1874, S. 327.

Voigt, A., Lokalisierung des ätherischen Öles in den Geweben der Alliumarten. Dissertation. Jena 1889.

Vonhöne, Flora. 1880, S. 270.

de Vries, H., Studien over zuigwortels. Maandblaad voor Natuurwetenschapen. 1886. XIII. Jrg., No. 4, S. 53 und Botanische Zeitung. 1886, S. 788.

Vuillemin, Paul, De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige de Composées. Thèse 1884. Nancy. (Collection générale des dissertations de la faculté de médecine de Nancy. Tome XVIII. Année 1884, No. 190. Nancy 1885.) Auch Paris. A. Parent, A. Davy Sr. 1884.

Vuillemin, P., L'éxoderme. Bullet. de lá société botanique de France. Tome XXXIII. 1886.

Went, F. A. F. C., Über die Luftwurzeln von Epiphyten. Annal. Jardin Bot. Buitenzorg. Bd. XII. 1894. 1—72.

Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien. I. Aufl. 1881, IV. Aufl. 1898.

van Wisselingh, C., Sur l'endoderme. Extrait des Archives Néerlandais. Tome XX, 1886.

van Wisselingh, C., Sur la paroi des cellules subéreuses. Extrait des Archives Néerlandaises. Tome XXII, 1888.

van Wisselingh, C., Sur la lamelle subéreuse et la suberine. Extrait des Archives Néerlandaises. Tome XXVI (S. 305—353), 1892.

van Wisselingh, C., Sur la cuticularisation et la cutine. Extrait des Archives Néerlandaises. Tome XXVIII (S. 373—410). 1894. (Separatabzug auch in holländischer Sprache aus d. Verh. d. Koninkl. Akad. van Wetens. te Amsterdam. Dl. III. No. 8, bei J. Müller. Amsterdam 1894.)

van Wisselingh, C., La Gaîne du cylindre central dans la racine des Phanérogames. Extrait des Archives Néerlandaises. Tome XX, 1885.

van Wisselingh, C., De Kernscheede bij de Wortels der Phanerogamen, Overgedrukt uit de Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschapen. Afdeeling Natuurkunde 3de Reeks Deel I. Amsterdam. Joh. Müller, 1884.

Yasuda, A., Aspidistra elatior. The Botanical Magazine. Vol. VIII, No. 84. Tokyo 1894. (Japanisch.) Referat im Bot. Zentralblatt. Bd. LVIII, S. 338.

Zacharias, Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. Botanische Zeitung 1879, S. 618.

Zimmermann, A., Mikrochemische Reaktionen von Kork und Kutikula. Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie. IX. Bd. 1892, S. 58.

Zimmermann, A., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

Lebenslauf.

Karl Kroemer, katholischer Konfession, geboren am 25. September 1871 zu Leobschütz als Sohn des Maschinenfabrikanten B. Kroemer und seiner Frau Anna, geb. Burkert, besuchte bis zum Jahre 1889 das Gymnasium zu Leobschütz und widmete sich hierauf der pharmazeutischen Laufbahn. Von Oktober 1895 bis April 1897 besuchte er die Universität Breslau, an welcher er am 3. Mai 1897 die pharmazeutische Staatsprüfung beendete. Um sich weiteren naturwissenschaftlichen Studien zu widmen, bezog er im Oktober 1897 die Universität Marburg. Diese erteilte ihm am 27. Januar 1900 den vollen Preis für seine Bearbeitung der Marburger botanischen Preisaufgabe des Jahres 1899. Vom 1. April 1900 bis zum 1. August 1902 war er als Assistent am botanischen Institut zu Marburg tätig. Das Examen rigorosum bestand er am 6. März 1902. Während seiner Studienzeit besuchte er die Vorlesungen und Übungen der Herren Professoren Cohen, Gadamer, Kohl, Kühnemann, Ladenburg, Melde†, Arthur Meyer, O. E. Meyer, Mez, Natorp, Pax, Polek, Rathgen, Zinke, denen er allen seinen herzlichsten Dank ausspricht.